Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 360	51 S., 13 Abb., 10 Taf.	Stuttgart, 2. 6. 2006

Feinstratigraphie und Ammoniten-Faunenhorizonte im Ober-Bajocium und Bathonium des Ipf-Gebietes (Schwäbische Alb, Südwestdeutschland)

Bed-by-bed stratigraphy and ammonite faunal horizons in the Upper Bajocian and Bathonian of the Ipf area (Swabian Alb, Southwestern Germany)

Volker Dietze & Gerd Dietl

Abstract

Extensive bed-by-bed collections in the Upper Bajocian and Bathonian of the Ipf area (E Swabian Alb, Southwestern Germany) yielded a succession of at least 11 ammonite faunal horizons. Newly introduced are the *Parkinsonia friedericiaugusti* Horizon (Truellei Subzone, Parkinsoni Zone, Upper Bajocian), the *Oxycerites aspidoides* Horizon (Bomfordi Subzone, Parkinsoni Zone, Upper Bajocian), the *Cadomites exstinctus* Horizon (Convergens Subzone, Zigzag Zone, Lower Bathonian) and the *Oraniceras gyrumbilicum* Horizon (Macrescens Subzone, Zigzag Zone, Lower Bathonian). The succession around the Ipf is characterised by a low thickness, stratigraphic gaps, condensation and some reworking.
Keywords: New ammonite faunal horizons, Middle Jurassic, Sengenthal-Formation, Parkinsonien-Oolith, Varians-Oolith, Sengenthal, Greding, Bopfingen, Röttingen.

Zusammenfassung

Umfangreiche, feinhorizontierte Ammonitenaufsammlungen im Gebiet um den Ipf (östliche Schwäbische Alb, Südwestdeutschland) erlauben eine biostratigraphische Feingliederung des dort aufgeschlossenen Ober-Bajociums und Bathoniums in zumindest 11 Ammoniten-Faunenhorizonte (von der Garantiana-Subzone der Garantiana-Zone bis zur Blanazense-Subzone der Orbis-Zone). Neu eingeführt werden der *Parkinsonia friedericiaugusti*-Horizont (Truellei-Subzone, Parkinsoni-Zone, Ober-Bajocium), der *Oxycerites aspidoides*-Horizont (Bomfordi-Subzone, Parkinsoni-Zone, Ober-Bajocium), der *Cadomites exstinctus*-Horizont (Convergens-Subzone, Zigzag-Zone, Unter-Bathonium) sowie der *Oraniceras gyrumbilicum*-Horizont (Macrescens-Subzone, Zigzag-Zone, Unter-Bathonium). Die Schichtenfolge am Ipf ist durch geringe Mächtigkeiten, Schichtlücken, Kondensation und teilweise Durchmischung gekennzeichnet.

SHOUT
SHARE
IT

Inhalt

1. Einleitung 2
2. Die Sengenthal-Formation im Ipf-Gebiet 4
2.1. Die Schichtenfolge am Ipf 5
2.2. Die Schichtenfolge bei Röttingen 20
3. Die Ammoniten-Faunenhorizonte im Ipf-Gebiet 21
3.1. Allgemeine Bemerkungen 21
3.2. Ober-Bajocium, Parkinsoni-Zone 21
3.3. Unter-Bathonium, Zigzag-Zone 24
3.4. Mittel-Bathonium, ?Progracilis-, Subcontractus- und Morrisi-Zone 26
3.5. Ober-Bathonium, Orbis-Zone 26
4. Korrelation mit Sengenthal und Greding (Fränkische Alb) 26
5. Kurze Bemerkungen zur Ammonitenfauna 27
5.1. Familie Morphoceratidae Hyatt, 1900 27
5.2. Familie Stephanoceratidae Neumayr, 1875 28
5.3. Familie Strigoceratidae Buckman, 1924 28
5.4. Familie Oppeliidae Bonarelli, 1894 28
5.5. Familie Perisphinctidae Steinmann, 1890 29
5.6. Familie Parkinsoniidae Buckman, 1920 29
6. Literatur 30

1. Einleitung

Im Anschluss an die Publikationen von Dietl (1982), Dietl & Kapitzke (1983), Callomon et al. (1992) sowie Dietze (2000), Dietze & Schweigert (2000), Schweigert et al. (2002) und Dietze et al. (2002) wird hier die Darstellung der Schichtenfolge vom Ober-Bajocium bis zum Unter-Callovium des Ipf-Gebietes mit der seither noch offenen feinstratigraphischen Darstellung der Truellei- und Bomfordi-Subzone (Parkinsoni-Zone, Ober-Bajocium) sowie der Convergens- und Macrescens-Subzone (Zigzag-Zone, Unter-Bathonium) fortgeführt (Abb. 1). Daneben werden, ergänzend zu Dietl & Kapitzke (1983), einige neue Beobachtungen zur Stratigraphie und Ammonitenführung der Tenuiplicatus-Subzone (Zigzag-Zone) sowie des Mittel-Bathoniums am Ipf mitgeteilt. Die Ammonitenfauna selbst wird nicht näher bearbeitet. Dies hat seinen Grund zum einen darin, dass die Ammonitenfauna ab der Truellei-Subzone immer diverser wird, zum anderen in der Komplexität einzelner Gruppen (etwa der Parkinsonien oder Morphoceraten). Eine solche Aufgabe würde den biostratigraphisch gesteckten Rahmen der vorliegenden Arbeit sprengen. Die Ammonitenbestimmungen in den beigefügten Faunenlisten sind in einem rein morphospezifischen Sinne zu verstehen und deshalb teilweise vorläufig. Es spricht vieles dafür, dass von jeder der beschriebenen Gattungen in den jeweiligen Ammoniten-Faunenhorizonten nur eine biologische Art vorkommt. Soweit geschlechtsdimorphe Paare zu unterschiedlichen (Unter-)Gattungen gestellt werden, entspricht dies nur üblicher taxonomischer Konvention. Die jeweiligen dimorphen Partner gehören selbstverständlich ebenfalls einer einzigen Biospezies an. Detaillierte taxonomische Bearbeitungen einzelner Ammonitengruppen sind beabsichtigt.

Beschreibungen von Ammoniten und der Stratigraphie der Schichtenfolge am Ipf finden sich in Quenstedt (1849, 1856–57, 1886–87), Oppel (1856–58), Bentz (1924) und Wetzel (1937). Hahn (1968, 1969, 1970, 1971) befasste sich im Rahmen seiner grundlegenden Darstellung der Stratigraphie und Ammonitenfauna des Ba-

Substufen	Zonen	Subzonen	Ammoniten-Faunenhorizonte
Ober-Bathonium (pars)	Oxycerites orbis	Bullatimorphites hannoveranus	
		Prohecticoceras blanazense	*Oxycerites orbis*
	Procerites hodsoni		
Mittel-Bathonium	Morrisiceras morrisi		
	Tulites subcontractus		
	Procerites progracilis		
Unter-Bathonium	Zigzagiceras zigzag	Asphinctites tenuiplicatus	
		Oxycerites yeovilensis	
		Morphoceras macrescens	*Oraniceras gyrumbilicum*
		Parkinsonia convergens	*Cadomites exstinctus*
Ober-Bajocium (pars)	Parkinsonia parkinsoni	Parkinsonia bomfordi	*Oxycerites aspidoides*
		Strigoceras truellei	*Parkinsonia friedericiaugusti*
		Parkinsonia acris	*Parkinsonia subarietis* β *Parkinsonia subarietis* α

Abb. 1. Chrono- und biostratigraphische Gliederung von der Parkinsoni-Zone (Ober-Bajocium) bis zur Orbis-Zone (Ober-Bathonium) mit den bisher am Ipf nachgewiesenen Ammoniten-Faunenhorizonten. Die hier neu aufgestellten Faunenhorizonte sowie der hier neu benannte *exstinctus*-Horizont sind grau unterlegt.

thoniums der Schwäbischen Alb auch intensiv mit den Ammoniten und den Schichtverhältnissen am Ipf.

Die in dieser Arbeit abgehandelten Schichten sind auf Feldern um den Ipf und bei Röttingen aufgeschlossen. Unsere Funde stammen aus künstlichen Aufschlüssen. In den letzten Jahrzehnten war in Neubaugebieten von Bopfingen-Oberdorf, Bopfingen sowie Röttingen feinhorizontiertes Aufsammeln von Ammoniten möglich. Darüber hinaus konnte bei der Neutrassierung der Straße von Bopfingen nach Kirchheim, bei der Errichtung eines großen Einkaufszentrums am westlichen Stadtrand von Bopfingen sowie beim Bau eines Regenrückhaltebeckens zwischen Oberdorf und Röttingen umfangreiches Fundmaterial geborgen werden. Auch in Zukunft sind durch Baumaßnahmen Aufschlüsse im Mittleren Jura zu erwarten (Abb. 2).

Sämtliche abgebildeten Ammoniten stammen, soweit nicht anders vermerkt, aus der Sammlung des Erstautors. Sie wurden zusammen mit weiterem Belegmaterial in die Obhut des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart übergeben.

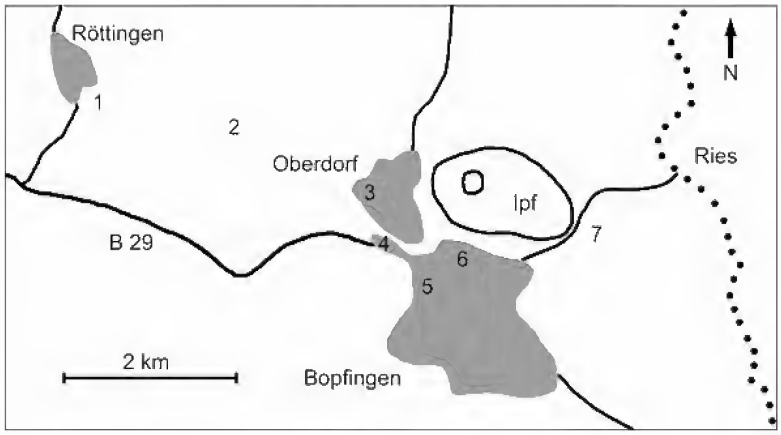


Abb. 2. Lage der Fundpunkte im Ipf-Gebiet (östliche Schwäbische Alb): 1 = Röttingen; 2 = Regenrückhaltebecken bei Röttingen; 3 = Oberdorf-Jüdischer Friedhof, Oberdorf-Karksteinstraße, Oberdorf-Vohbühlweg, Oberdorf-Brandströmweg; 4 = Bopfingen-Aalener Straße; 5 = Bopfingen-Galaterweg; 6 = Bopfingen-Kreuzheckenweg, Bopfingen-Oberer Kreuzheckenweg; 7 = Straße Bopfingen-Kirchheim westlich des Weilers Osterholz.

Abkürzungen

[m]	mikroconche Ammonitenart
[M]	makroconche Ammonitenart
SMNS	Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart
B-Aa	Bopfingen-Aalener Straße
B-Ga	Bopfingen-Galaterweg
B-Kr	Bopfingen-Kreuzheckenweg
B-Ob	Bopfingen-Oberdorf
B-Okr	Bopfingen-Oberer Kreuzheckenweg
B-Os	Straße Bopfingen-Kirchheim westlich des Weilers Osterholz
Ob-Br	Oberdorf-Brandströmweg
Ob-Jü	Oberdorf-Jüdischer Friedhof
Ob-Ka	Oberdorf-Karksteinstraße
Ob-Vo	Oberdorf-Vohbühlweg
Rö	Röttingen

Dank

Für Hilfe in unterschiedlicher Art und Weise danken wir H.-D. Bolter (Ellwangen), R. B. Chandler (Whyteleafe), J. Dietze (Riesbürg), H. Gauthier (Paris), A. Liebau (Tübingen), C. Mangold (Lyon), J.-M. Pacaud (Paris), M. Reich (Göttingen), F. Rietze (Bopfingen), U. Sauerborn (Aalen), N. Schaffeld (Verden/Aller), H. Schulz (Tübingen), K.-H. Spieth (Freiberg) und M. Stolmar (München). G. Pavia (Turin) und M. Görlich (Altdorf) gaben uns wertvolle Hinweise. Die Geologengruppe Ostalb e. V. (Aalen) förderte die Arbeit durch eine finanzielle Unterstützung. Besonderen Dank schulden wir dem Schriftleiter R. Böttcher, sowie den beiden Gutachtern J. H. Callomon (London) und G. Schweigert (Stuttgart).

2. Die Sengenthal-Formation im Ipf-Gebiet

Die lithostratigraphische Einheit Sengenthal-Formation wurde erstmals von Zeiss (1977) für den fränkischen Ornatenton vorgeschlagen. Den Bereich von der

Humphriesianum-Zone bis zur „Macrocephalus"-Zone benannte er Berching-Formation. GROISS et al. (2000) führten unter Bezugnahme auf einen Vorschlag der Deutschen Subkommission für Jurastratigraphie von 1991 den Begriff der Sengenthal-Formation als übergeordnete lithostratigraphische Einheit für den Bereich vom Unter-Bajocium bis zum Unter-Callovium für das Ries und sein Vorland ein. Die Berching-Formation sensu ZEISS (1977) wurde zur Vermeidung von Verwechslungsmöglichkeiten zunächst Oolithkalk genannt (VILLINGER & FLECK 1995). Trotz des offensichtlichen Irrtums von GROISS et al. (2000) hat sich die Einheit „Sengenthal-Formation" etabliert; im Hinblick auf die hervorragenden Aufschlüsse im ehemaligen Steinbruch „Winnberg" bei Sengenthal (CALLOMON et al. 1987) im Bereich vom Bajocium bis zum Unter-Callovium sollte diese Einheit weiter verwendet werden. Im Symbolschlüssel Geologie Baden-Württemberg – Verzeichnis Geologischer Einheiten – Einzelgliederung Jura (LGRB 2005) wird die Sengenthal-Formation für die nunmehr für ungültig erachteten, früheren Begriffe Oolithkalk-Formation oder -Serie bzw. Braunjura delta-epsilon der Ostalb verwendet. Demgegenüber schließt die Sengenthal-Formation nach einem Vorschlag von BLOOS et al. (2006) noch den geringmächtigen Ornatenton als Subformation ein. An dieser Stelle soll der Umfang der Sengenthal-Formation nicht diskutiert werden. Die hier abgehandelten Schichten sind auf jeden Fall in die Sengenthal-Formation zu stellen.

2.1. Die Schichtenfolge am Ipf

Am Fuße des Ipf liegt der Übergang vom Bajocium zum Bathonium im oberen Bereich des dort etwa 90 cm mächtigen Parkinsonien-Ooliths der Sengenthal-Formation (Abb. 3). Ungestört abgelagerte Schichtabschnitte – die jedoch wahrscheinlich nur sehr wenig „Zeit" repräsentieren – und kondensierte Schichtabschnitte folgen im Parkinsonien-Oolith und im hangenden Varians-Oolith in einer in sämtlichen Aufschlüssen sehr ähnlichen Abfolge aufeinander. Es wurden insgesamt acht Aufschlüsse detaillierter untersucht. Diese liegen meistens weniger als zwei Kilometer voneinander entfernt: im Ortsteil Bopfingen-Oberdorf nördlich des Jüdischen Friedhofs, am Vohbühlweg, am Brandströmweg und an der Karksteinstraße, in Bopfingen am Galaterweg, am Kreuzheckenweg, am Oberen Kreuzheckenweg sowie an der Aalener Straße (Abb. 2). Weitere bei Straßenbauarbeiten zugängliche und weniger genau untersuchte Aufschlüsse erbrachten zusätzliche Informationen. Die Mächtigkeit und Fossilführung der einzelnen Schichtabschnitte kann schon auf geringe Entfernungen schwanken. So waren etwa Ammoniten der Convergens-Subzone nur in den Aufschlüssen Bopfingen-Galaterweg und Bopfingen-Oberer Kreuzheckenweg häufiger. Im Varians-Oolith scheint die Häufigkeit der Ammoniten nach Osten hin abzunehmen, gleichzeitig nehmen die Schichten in ihrer Mächtigkeit zu.

Die Schichten des Parkinsonien-Ooliths werden hier erst ab der schon der Truellei-Subzone (Parkinsoni-Zone, Ober-Bajocium) zugehörenden Schicht P 4, also ab etwa 40 cm über der Basis des Parkinsonien-Ooliths, behandelt (Abb. 3). Hinsichtlich der Stratigraphie und Ammonitenführung des Bifurcaten-Ooliths sowie des basalen Bereichs des Parkinsonien-Ooliths sei auf DIETZE (2000) und DIETZE et al. (2002) verwiesen. Im Varians-Oolith werden nur die Schichten bis Schicht V 2a detailliert dargestellt, da ab Schicht V 2b – mit der Ausnahme von ungestörten Ablagerungen der Subcontractus- und Morrisi-Zone an manchen Aufschlüssen in Bopfingen-Oberdorf (vgl. DIETL & KAPITZKE 1983) – eine feinstratigraphische Zuordnung der Schichten kondensationsbedingt unmöglich ist.

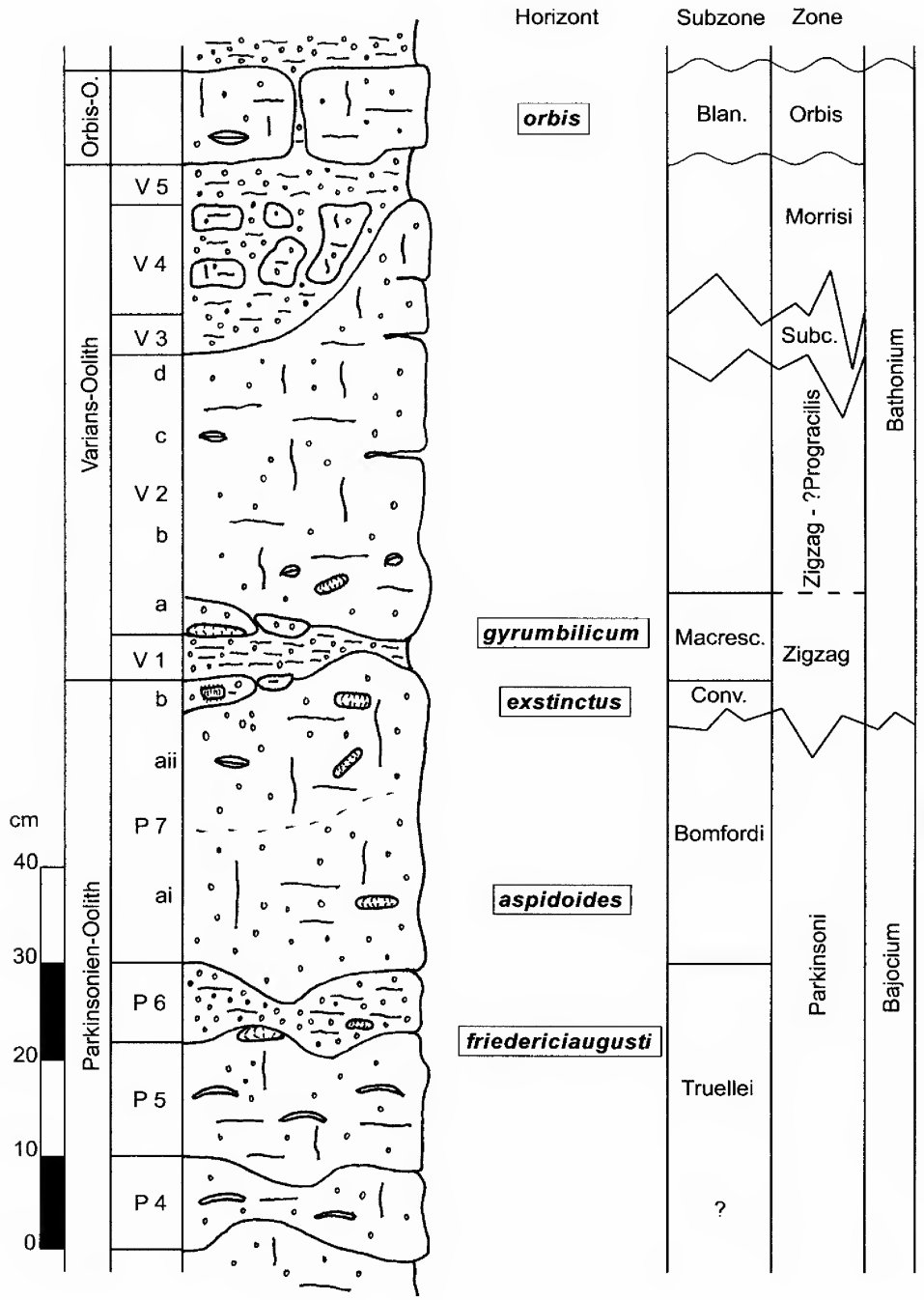


Abb. 3. Idealisiertes Standardprofil der Schichtenfolge (Truellei-Subzone der Parkinsoni-Zone bis Orbis-Zone) am Ipf (östliche Schwäbische Alb). Abkürzungen: Blan. = Blanazense-Subzone, Conv. = Convergens-Subzone, Macresc. = Macrescens-Subzone, Subc. = Subcontractus-Zone.

Bei den Ammonitenfaunen ist in Klammern angegeben, an welchen Aufschlüssen die jeweilige Morphospezies nachgewiesen wurde. Soweit nicht anders angegeben, sind sämtliche Funde genau horizontiert geborgen worden.

Parkinsonien-Oolith

Schicht P 4 (5–15 cm; Parkinsoni-Zone)
Etwa 40 cm über der Basis des Parkinsonien-Ooliths ist eine meist ca. 10 cm mächtige rötlich gefärbte, eisenoolithische Mergelkalkbank mit zahlreichen dickschaligen Muscheln ausgebildet. Ammoniten konnten bisher aus dieser Schicht nicht geborgen werden.

Schicht P 5 (8–15 cm; Parkinsoni-Zone, Truellei-Subzone, *friedericiaugusti*-Horizont)
Diese ebenfalls durchschnittlich etwa 10 cm messende, tiefrot gefärbte eisenoolithische Schicht ist sehr fossilreich. Sie ist teilweise sehr stark verfestigt, teilweise recht mürbe ausgebildet. Charakteristisch sind extrem viele dickschalige Muscheln; Ammoniten sind sehr selten. Gelegentlich sind allerdings großwüchsige (bis 50 cm Durchmesser), meist oberseitig erodierte und auch ansonsten schlecht erhaltene makroconche Parkinsonien häufiger. Diese Ammoniten liegen direkt unterhalb der Schicht P 6.

Ammonitenfauna:
Parkinsonia parkinsoni (Sowerby) [m] (B-Aa) (Abb. 5, Fig. 2)
P. friedericiaugusti Wetzel et var. [m] (B-Aa, Ob-Jü) (Abb. 5, Fig. 1; Taf. 1, Fig. 2)
P. cf. *dorsetensis* (Wright) [M] (B-Aa, B-Ob, Ob-Br, B-Okr) (Taf. 1, Fig. 1)
P. cf. *pseudoferruginea* Nicolesco [M] (B-Aa, B-Ob, B-Okr) (Abb. 4)
Cadomites (Polyplectites) sp. [m] (Ob-Jü)
Lissoceras ferrifex (Zittel) [M] (B-Aa)
Aus dem Aushub, erhaltungsbedingt und nach dem anhaftenden Gestein sehr wahrscheinlich aus Schicht P 5 stammend:
Cadomites (C.) psilacanthus (Wermbter) [M] (B-Okr)

Schicht P 6 (3–12 cm; Parkinsoni-Zone, Truellei-Subzone, *friedericiaugusti*-Horizont)
Ungefähr knapp über der Mitte des Parkinsonien-Ooliths liegt die meist ca. 5 cm mächtige, gelegentlich auf bis über 10 cm anschwellende, mergelige und auffallend stark eisenoolithische Schicht P 6. Diese Schicht ist weicher und brüchiger als die benachbarten Schichten P 5 und P 7. Die Schalen der Fossilien sind oft charakteristisch gelb verwittert. Muscheln sind meist nur als Steinkerne erhalten. Ammoniten und Belemniten sind sehr häufig. Die Mehrzahl der Ammoniten kommt im unteren Bereich dieser Schicht vor.

Ammonitenfauna:
Parkinsonia parkinsoni (Sowerby) et var. [m] (B-Aa, Ob-Jü, B-Okr, Rö) (Taf. 2, Fig. 1)
P. friedericiaugusti Wetzel et var. [m] (Ob-Jü, Ob-Br, B-Aa) (Taf. 3, Fig. 1–3)
P. mutabilis Nicolesco [m] (B-Aa, Ob-Jü) (Taf. 2, Fig. 2)
P. cf. *schloenbachi* (Schlippe) [m] (B-Ob)
P. cf. *dorsetensis* (Wright) [M] (B-Aa, B-Ob)
P. cf. *pseudoferruginea* Nicolesco [M] (B-Aa, B-Ob, B-Okr)

Abb. 4. *Parkinsonia* cf. *pseudoferruginea* NICOLESCO [M], angewitterter unvollständiger Phragmokon, Schicht P 5/6, *friedericiaugusti*-Horizont, Oberdorf-Brandströmweg. SMNS 65520. – Maßstab 5 cm.

Vermisphinctes aff. *vermiformis* BUCKMAN [M und m] (Ob-Jü, Ob-Br, B-Ob) (Taf. 2, Fig. 4)
Prorsisphinctes sp. [M] (Ob-Jü)
Cleistosphinctes sp. [m] (B-Ob, B-Ga, Ob-Br) (Taf. 2, Fig. 3)
„*Planisphinctes*" *tenuissimus* (SIEMIRADZKI) [m] (Ob-Jü, B-Ga)
Lissoceras oolithicum (D'ORBIGNY) [M] (Ob-Jü)
L. ferrifex (ZITTEL) [M] (Ob-Jü, B-Okr) (Taf. 1, Fig. 3)
Cadomites (C.) psilacanthus (WERMBTER) [M] (Ob-Vo) (Taf. 3, Fig. 4)
C. (Polyplectites) gracilis WESTERMANN [m] (Ob-Br)
Oxycerites aspidoides (OPPEL) [M] (B-Ga)
O. sp. [M] (B-Ga)
Oecotraustes cf. *nodifer* BUCKMAN [m] (B-Ga)

Abb. 5. Fig. 1: *Parkinsonia friedericiaugusti* WETZEL [m], Schalenexemplar mit Teil der Wohnkammer. SMNS 66077. **Fig. 2:** *Parkinsonia parkinsoni* (SOWERBY) [m], Schalenexemplar. SMNS 66078. Beide Stücke stammen aus der Schicht P 5, *friedericiaugusti*-Horizont, Bopfingen-Aalener Straße. – Beide Abbildungen in natürlicher Größe, × = Beginn der Wohnkammer.

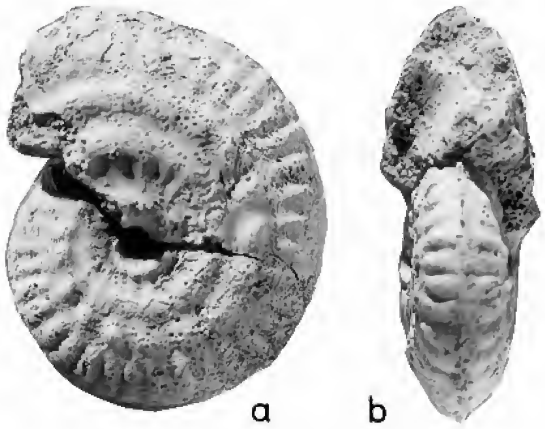


Abb. 6. *Strigoceras truellei* (D'ORBIGNY) [M], Innenwindung, sehr wahrscheinlich aus Schicht P 6, *friedericiaugusti*-Horizont, Bopfingen-Oberer Kreuzheckenweg. **a:** Lateralansicht, **b:** Ventralansicht. SMNS 66129 (leg. H.-D. BOLTER). – Natürliche Größe.

Aus dem Aushub, erhaltungsbedingt und nach dem anhaftenden Gestein sehr wahrscheinlich aus Schicht P 6 stammend:
Parkinsonia clapense MAUBEUGE [M] (B-Ob, vgl. auch NICOLESCO 1927, Taf. 14, Fig. 13 und 14)
Lobosphinctes sp. [M] (B-Okr)
Vermisphinctes vermiformis BUCKMAN [m] (B-Okr)
V. sp. [m] (Ob-Jü)
Strigoceras truellei (D'ORBIGNY) [M] (B-Okr, B-Ob, Bopfingen-Flochberg) (Abb. 6)

Schicht P 7a (13–30 cm)

Schicht P 7a ist meist als kompakte Bank ausgebildet, bei der Ammoniten in zwei Lagen angereichert sind. Die eine Lage befindet sich 20 bis 30 cm unter der Oberkante des Parkinsonien-Ooliths in Schicht P 7ai, die andere in der oberen Hälfte der Bank (Schicht P 7aii). In angewittertem Zustand sind die Schichten P 7ai und P 7aii durch eine Schichtfuge voneinander getrennt. Die Bank P 7a führte vor allem in den Aufschlüssen Bopfingen-Galaterweg, Bopfingen-Aalener Straße und Bopfingen-Oberer Kreuzheckenweg eine etwas reichere Ammonitenfauna.

Schicht P 7ai (5–15 cm; Parkinsoni-Zone, Bomfordi-Subzone, *aspidoides*-Horizont)

Ammoniten sind in Schicht P 7ai seltener als in Schicht P 6. Das karminrote, eisenoolithische Gestein ist wieder stärker verfestigt als dasjenige in Schicht P 6.

Ammonitenfauna:
Parkinsonia bomfordi ARKELL [M] (B-Aa, Ob-Jü) (Taf. 5, Fig. 1)
P. schloenbachi (SCHLIPPE) [m] (B-Aa, Ob-Jü, B-Ga) (Taf. 5, Fig. 2)
P. zatwornitzkii BESNOSOV [m] (B-Aa, Ob-Jü, B-Ga) (Taf. 4, Fig. 1)
P. pseudoparkinsoni WETZEL [m] (B-Aa)
P. cf. *perplanulata* WETZEL [m] (Ob-Jü, B-Aa) (Taf. 6 Fig. 3)
P. sp. [M] (B-Aa) (Taf. 4, Fig. 2)
Oxycerites aspidoides (OPPEL) [M] (B-Aa, B-Ga, Ob-Jü) (Taf. 6, Fig. 2)

O. harpophorus BUCKMAN [M] (Ob-Jü)
„Planisphinctes" tenuissimus (SIEMIRADZKI) [m] (B-Aa)
Cleistosphinctes sp. [m] (B-Ga, B-Aa)
Vermisphinctes sp. [M und m] (Ob-Jü, Ob-Br)
Cadomites (Polyplectites) sp. [m] (B-Ga)

Aus dem Aushub, erhaltungsbedingt und nach dem anhaftenden Gestein sehr wahrscheinlich auch aus Schicht P 7ai stammend:
Prorsisphinctes spp. [M] (B-Okr, Ob-Br)
Lobosphinctes sp. [M] (B-Okr, B-Aa)

Schicht P 7aii (8–15 cm; Bomfordi- und Convergens-Subzone kondensiert)

Dieser eisenoolithische, meist rötliche Schichtabschnitt ist teilweise mergelig, teilweise splittrig hart. Er zeigt wolkig ins Graue und sogar ins Graubläuliche gehende Partien. Diese Farbnuancen greifen oftmals ineinander. Auch die Ooide sind gelegentlich nesterartig angereichert. Offensichtlich ist dieser Bereich stark bioturbiert. Wenn unterbathonische Ammoniten im karminroten Bereich gefunden werden, sind sie oftmals nur fragmentarisch erhalten. Wo Schicht P 7b fehlt, reicht Schicht P 7aii bis an den Top des Parkinsonien-Ooliths.

Ammonitenfauna:

Der Convergens-Subzone zuordenbar:
Asphinctites (Pseudodimorphinites) replictum (BUCKMAN) [M] (B-Ga) (Taf. 10, Fig. 2)
Morphoceras aff. *multiforme* ARKELL [M] (B-Ga) (Taf. 10, Fig. 3)
Parkinsonia pachypleura BUCKMAN [m] (B-Ga)
P. [*„Gonolkites"*] *convergens* (BUCKMAN) [M] (B-Ga, B-Okr)
Oraniceras n. sp. [aff. *fretensis* (WETZEL)] [M] (B-Ga) (bis 12 cm unter dem Top des Parkinsonien-Ooliths)
O. n. sp. [aff. *wuerttembergicum* (OPPEL)] [m] (B-Ga)
Cadomites (C.) exstinctus (QUENSTEDT) [?m] (B-Ga)
Planisphinctes acurvatus (WETZEL) [m] (B-Ga) (Taf. 7, Fig. 4)
Lissoceras psilodiscus (SCHLOENBACH) [M] (B-Ga) (Taf. 7, Fig. 3)
Oxycerites limosus (BUCKMAN) [M] (B-Ga)
?Bullatimorphites sp. [M] (Ob-Br; leg. M. STOLMAR, nach seinen Angaben ca. 10 cm unter dem Top des Parkinsonien-Ooliths geborgen) (Abb. 7)

Der Bomfordi-Subzone zuordenbar:
Oxycerites aspidoides (OPPEL) [M] (B-Okr, B-Ga)
Parkinsonia pseudoparkinsoni WETZEL [m] (Ob-Jü) (Taf. 6, Fig. 1)

Keiner der beiden Subzonen eindeutig zuordenbar:
Oxycerites sp. [M] (B-Ga)

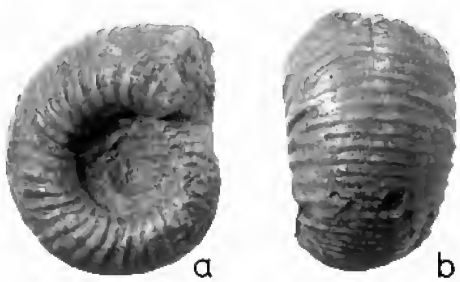


Abb. 7. *?Bullatimorphites* sp. [M], Innenwindung, Parkinsonien-Oolith, nach Angaben des Finders 10 cm unter dem Top des Parkinsonien-Ooliths, *?exstinctus*-Horizont, Oberdorf-Brandströmweg. SMNS 66090 (leg. M. STOLMAR). **a:** Lateralansicht, **b:** Ventralansicht. – Natürliche Größe.

Oecotraustes pygmaeus (ARKELL) [m] (B-Ga)
Oe. bradleyi ARKELL [m] (B-Ga)
Parkinsonia spp. (B-Ga, Ob-Jü, B-Aa)
„*Planisphinctes*" *tenuissimus* (SIEMIRADZKI) [m] (B-Aa)

Schicht P 7b (0–10 cm; Zigzag-Zone, Convergens-Subzone, *exstinctus*-Horizont)
Dieser stark eisenoolithische Schichtabschnitt ähnelt petrographisch schon sehr der Schicht V 2a. Er ist mergeliger und weicher als Schicht P 7aii und meist von bräunlicher oder grauer, selten rötlicher Färbung. Schicht P 7b liegt kissenförmig auf der Schicht P 7aii und erreicht eine Mächtigkeit von 10 cm, keilt aber meist nach wenigen Dezimetern aus. Die Oberfläche dieser Kissen zeigt erhebliche Reliefunterschiede von bis zu 7 cm. Gelegentlich trennt Schicht P 7b entlang einer Fuge in zwei Abschnitte auf, ohne dass sich diese beiden Abschnitte in irgendeiner Art und Weise unterscheiden würden. Die Schichten P 7aii und P 7b sind fest miteinander ver-

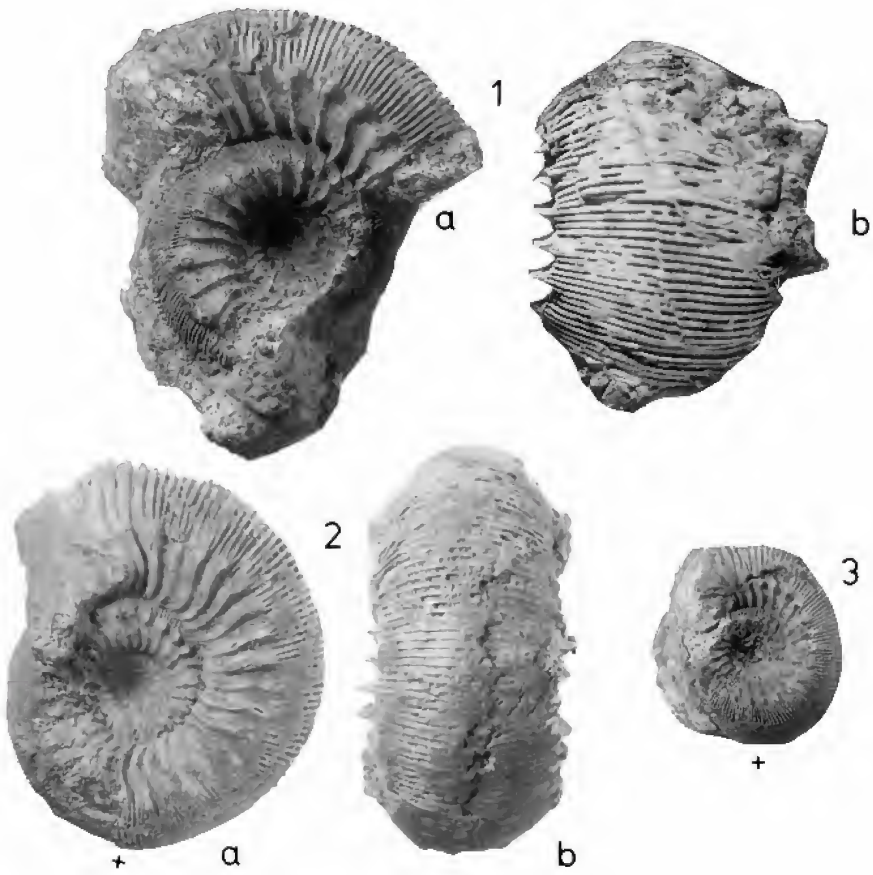


Abb. 8. *Cadomites exstinctus* (QUENSTEDT). **Fig. 1:** Breitmündige Varietät mit kompletter Mündung. SMNS 66080. **Fig. 2:** Schmalmündige Varietät mit kompletter Mündung. SMNS 66081. **a:** Lateralansicht, **b:** Ventralansicht. **Fig. 3:** ?Juveniles Exemplar. SMNS 66082. Sämtliche Stücke stammen aus Schicht P 7b, *exstinctus*-Horizont, Bopfingen-Galaterweg. – Alle Abbildungen in natürlicher Größe, × = Beginn der Wohnkammer.

Abb. 9. *Parkinsonia* [„*Gonolkites*"] *convergens* (BUCKMAN) [M], vollständiger Phragmokon, Schicht P 7b, *exstinctus*-Horizont, Bopfingen-Oberer Kreuzheckenweg. SMNS 66098. – Maßstab 5 cm.

bunden, allerdings spalten sie gut an einer Trennfuge, die oft mit Kalzit austapeziert ist. Diese Erkenntnisse beruhen im Wesentlichen auf Beobachtungen in den Aufschlüssen Bopfingen-Galaterweg und Bopfingen-Oberer Kreuzheckenweg. In den übrigen untersuchten Aufschlüssen ist dieser Bereich extrem arm an Ammoniten.

Ammonitenfauna:

Parkinsonia pachypleura BUCKMAN [m] (B-Ga, B-Okr) (Taf. 7, Fig. 1)
P. [„*Gonolkites*"] *convergens* (BUCKMAN) [M] (B-Ga, B-Okr) (Abb. 9)
Oraniceras n. sp. [aff. *fretense* (WETZEL)] [M] (B-Ga) (Taf. 8; Taf. 9, Fig. 2)
O. n. sp. [aff. *wuerttembergicum* (OPPEL)] [m] (B-Ga) (Taf. 7, Fig. 2; Taf. 9, Fig. 1)
Cadomites exstinctus (QUENSTEDT) (B-Ga, B-Okr) (Abb. 8, Fig. 1–3)
Planisphinctes acurvatus (WETZEL) [m] (B-Ga)

Aus dem Aushub, erhaltungsbedingt und nach dem anhaftenden Sediment sehr wahrscheinlich auch aus Schicht P 7b stammend:
Asphinctites (Pseudodimorphinites) pinguis (DE GROSSOUVRE) [M] (B-Ga) (Taf. 10, Fig. 1)

Varians-Oolith

Schicht V 1 (0,5–15 cm; Zigzag-Zone, Macrescens-Subzone, *gyrumbilicum*-Horizont)

Die Mächtigkeit der tonig-mergeligen, leicht oolithischen Schicht über dem Parkinsonien-Oolith schwankt zwischen 0,5 cm (B-Ga), ca. 3 cm (B-Okr), ca. 10 cm (B-Aa) sowie bis zu 15 cm (Ob-Jü, Ob-Ka). In Schicht V 1 sind Ammoniten selten.

Ammonitenfauna:
Oraniceras gyrumbilicum (QUENSTEDT) [M] (B-Aa, B-Ob, B-Kr, B-Okr, B-Ga, B-Os)
O. wuerttembergicum (OPPEL) [m] (B-Aa, Ob-Ka, B-Okr)
O. validum (WETZEL) [m] (B-Aa)
Procerites laeviplex (QUENSTEDT) [M] (B-Aa, B-Ob)
Morphoceras cf. *multiforme* ARKELL [M] (B-Kr)
Ebrayiceras sulcatum (v. ZIETEN) [m] (Ob-Br)
Aus dem Aushub, erhaltungsbedingt und nach dem anhaftenden Sediment sehr wahrscheinlich aus Schicht V 1 stammend:
Morphoceras egrediens WETZEL [M] (B-Ob)

Schicht V 2

Die Bank V 2 lässt sich neben der Absonderung der Schicht V 2a prinzipiell in 3 weitere Komplexe trennen, deren Lithologie und Mächtigkeit jedoch auf kürzeste Entfernung stark schwanken. In den Profilen in Bopfingen-Oberdorf kann die oolithische Schicht V 2 eine Mächtigkeit von insgesamt knapp über 30 cm erreichen, während im Aufschluss Bopfingen-Galaterweg lediglich 15–20 cm zu beobachten waren.

Schicht V 2a (0–10 cm; Zigzag-Zone, Macrescens-Subzone, *gyrumbilicum*-Horizont)

Fladenförmig ausgebildet findet sich an der Basis von Schicht V 2 die mergelig weiche, bräunliche, gelegentlich rote oder graue, oft aus dicht gepackten Eisenooiden bestehende Schicht V 2a. Die Schichten V 2a und V 2b trennt eine deutliche Fuge. Die sehr häufigen, teilweise extrem großwüchsigen Oraniceraten und die selteneren Proceriten liegen meist an der Unterseite von Schicht V 2a und sind oftmals nur fragmentarisch erhalten. Gelegentlich sind die Schalen der Ammoniten gelblich verwittert.

Ammonitenfauna:
Oraniceras gyrumbilicum (QUENSTEDT) [M] (B-Aa, B-Ob, B-Kr, B-Okr, B-Ga, B-Os) (Abb. 10)
O. fretense (WETZEL) sensu HAHN [M] (B-Ob)
O. wuerttembergicum (OPPEL) [m] (B-Aa, Ob-Ka) (Abb. 10)
Procerites fullonicus (BUCKMAN) [M] (B-Aa)
P. imitator (BUCKMAN) [M] (B-Aa)
Siemiradzkia aurigera (OPPEL) [m] (B-Aa)

Abb. 10. *Oraniceras gyrumbilicum* (QUENSTEDT) [M], komplett mit Mündung erhalten, Wohnkammer auffallend evolut; in der Mündung eingeschwemmt *O. wuerttembergicum* (OPPEL) [m], mit Teilen der Mündung; Schicht V 2a, *gyrumbilicum*-Horizont, Bopfingen-Aalener Straße. SMNS 66083. – Maßstab 10 cm, × = Beginn der Wohnkammer.

S. lochenensis HAHN [m] (B-Aa)
Morphoceras patescens (BUCKMAN) (B-Ob) (Taf. 10, Fig. 4)
M. cf. *egrediens* WETZEL [M] (Ob-Vo)
Ebrayiceras rursum BUCKMAN [m] (B-Aa)
Phlycticeras dorsocavatum (QUENSTEDT) [M] (B-Aa, B-Os) (Abb. 11)
Oxycerites spp. [M] (B-Aa)
Oecotraustes spp. [m] (B-Aa)
Eohecticoceras cf. *huguenini* ELMI [M] (Ob-Vo) (Abb. 12, Fig. 2)

Abb. 11. *Phlycticeras dorsocavatum* (QUENSTEDT) [M], Schalenexemplar, Schicht V 2a, *gyrumbilicum*-Horizont, Bopfingen-Aalener Straße. SMNS 66091. – Natürliche Größe.

Schichten V 2b–d (15–30 cm; kondensierte Macrescens-, Yeovilensis-, Tenuiplicatus-Subzone der Zigzag-Zone sowie ?Progracilis- und Subcontractus-Zone; im Aufschluss B-Aa im obersten Bereich auch Morrisi-Zone)

Die Bank V 2 ist – über die Abtrennung von Schicht V 2a hinaus – durch eine schwarz gefärbte Trennfuge, selten eine Mergelfuge in die jeweils knapp über 10 cm starken Schichten V 2b einerseits sowie V 2c und V 2d andererseits auftrennbar. Charakteristisch für Schicht V 2b, oft jedoch auch für die Schicht V 2c, ist das extrem häufige Auftreten von großwüchsigen Brachiopoden (*Loboidothyris* cf. *perovalis* (SOWERBY)). Brachiopoden und Muscheldetritus sind in Schicht V 2b häufiger als in Schicht V 2a. Die Schichten V 2b und V 2c sind stark durchwühlt, was sich in der wolkigen Anreicherung der Ooide, der gescheckten Färbung (teils rötlich, gräulich, bräunlich oder in einer Mischung dieser Farbtöne gefärbt) des Gesteins sowie der regellosen und oftmals fragmentarischen Einlagerung der Ammoniten zeigt. Innerhalb Schicht V 2b sind oftmals rotbraun gefärbte stromatolithenähnliche Strukturen zu beobachten, die dann meist auch die einbettungsbedingte Oberseite der Ammoniten überziehen. Gelegentlich ist Schicht V 2c im oberen Bereich (dann als Schicht V 2d

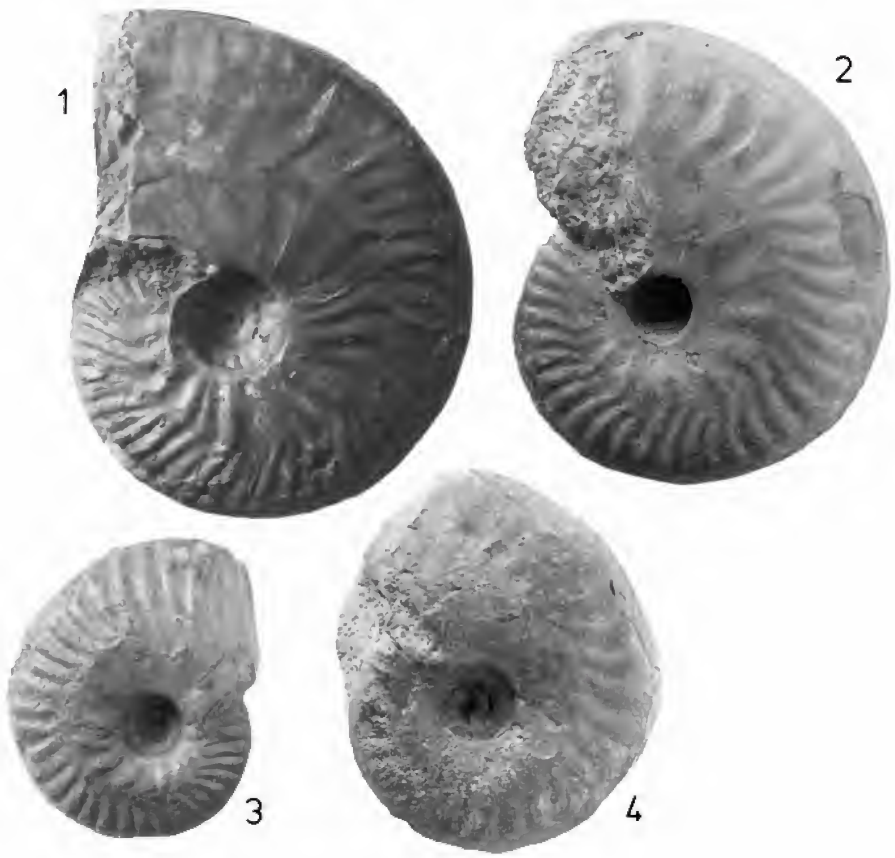


Abb. 12. Fig. 1: *Probecticoceras* cf. *dominjoni* (ELMI) [M], Schalenexemplar, Schicht 4 in DIETZE & SCHWEIGERT (2000), Mittel-Bathonium, Röttingen. SMNS 66092. **Fig. 2:** *Eohecticoceras* cf. *huguenini* ELMI [M], Schalenexemplar, Schicht V 2a, *gyrumbilicum*-Horizont, Oberdorf-Vohbühlweg. SMNS 66093. **Fig. 3:** *Probecticoceras ochraceum* (ELMI) [M], Schalenexemplar, Schicht V 2 unhorizontiert, Mittel-Bathonium, Bopfingen-Oberdorf. SMNS 66094. **Fig. 4:** *Eohecticoceras* cf. *primaevum* (DE GROSSOUVRE) [M], Schalenexemplar, Schicht V 2 unhorizontiert, ?Macrescens-Subzone, Bopfingen-Osterholz. SMNS 66095. – Alle Abbildungen in natürlicher Größe.

abgetrennt) weicher und dann in der Regel von brauner oder grauer Färbung. Im Aufschluss Bopfingen-Oberer Kreuzheckenweg bilden die Schichten V 2 bis V 4 eine einzige Kalkmergelbank von 40 bis 45 cm Mächtigkeit, die gelegentlich 10 cm unter der Oberkante eine nur zentimeterstarke Mergelfuge (V 3) enthält. Gleiches konnte HAHN (1968, Abb. 3) im nur wenig nördlich gelegenen ehemaligen Steinbruch „Bös" beobachten.

Ammonitenfauna:
der Macrescens-Subzone (Zigzag-Zone) zuordenbar:
Oraniceras gyrumbilicum (QUENSTEDT) [M] (B-Aa, B-Ob: V 2b, c)
O. wuerttembergicum (OPPEL) [m] (B-Aa, B-Ob, B-Os: V 2b, c)
Morphoceras macrescens (BUCKMAN) [M] (B-Aa, B-Kr: V 2b, c; B-Ob: V 2, unhorizontiert)

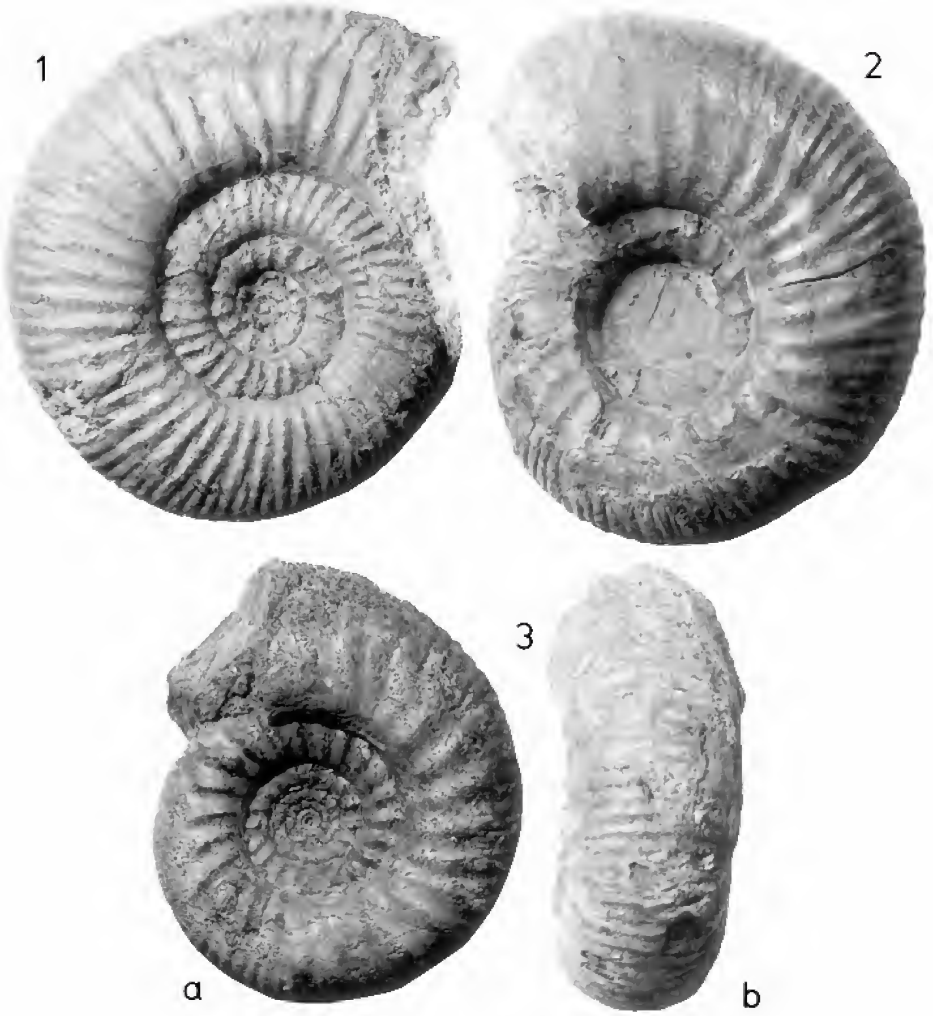


Abb. 13. Fig. 1: *Zigzagiceras euryodos* (SCHMIDT) [m], Schalenexemplar mit dem Großteil der Wohnkammer, Schicht V 2b/c, Bopfingen-Osterholz. SMNS 66096. **Fig. 2:** *Procerozigzag pseudoprocerus* (BUCKMAN) [M], Innenwindung, Schicht V 2 unhorizontiert, Bopfingen-Kreuzheckenweg. SMNS 66097. **Fig. 3:** *Procerozigzag pseudoprocerus* (BUCKMAN) [M], Innenwindung, sehr wahrscheinlich Schicht V 2, Bopfingen-Oberdorf. **a:** Lateralansicht, **b:** Ventralansicht. SMNS 28682 (Sammlung SCHWARZ). Sämtliche Stücke stammen sehr wahrscheinlich aus der Macrescens-Subzone. – Alle Abbildungen in natürlicher Größe.

M. patescens (BUCKMAN) [M] (B-Ga: V 2, unhorizontiert)
M. jactatum (BUCKMAN) [M] (B-Kr; Feldfund östlich des Ipf: V 2, unhorizontiert)
M. sp. [cf. QUENSTEDT 1886–87, Taf. 73, Fig. 27] [M] (B-Ga: V 2, unhorizontiert)
Eohecticoceras cf. *primaevum* (DE GROSSOUVRE) [M] (B-Os: V 2) (Abb. 12, Fig. 4)
Procerozigzag pseudoprocerus (BUCKMAN) [M] (B-Kr, B-Ob: V 2) (Abb. 13, Fig. 2–3)
Zigzagiceras euryodos (SCHMIDT) [m] (B-Os: V 2b/c; B-Aa: V 2b) (Abb. 13, Fig. 1)

der Yeovilensis-Subzone (Zigzag-Zone) zuordenbar:

Oxycerites yeovilensis ROLLIER [M] (Ob-Ka: V 2b; B-Aa: V 2b, c; Ob-Vo: V 2, unhorizontiert)

O. seebachi (WETZEL) [M] (Ob-Ka: V 2 unhorizontiert)
der Tenuiplicatus-Subzone (Zigzag-Zone) zuordenbar:
Asphinctites tenuiplicatus (BRAUNS) et var. [M] (B-Kr, B-Aa, B-Ob: V 2b, c)
Polysphinctites secundus (WETZEL) [m] (B-Okr, B-Ob, B-Aa: V 2b/c)
mit großer Wahrscheinlichkeit der Progracilis-Zone zuordenbar:
Wagnericeras suspensum (BUCKMAN) [M] (B-Aa: V 2, unhorizontiert; Ob-Ka: V 2c; DIETL & KAPITZKE 1983, Taf. 1, Fig. 5)
Bullatimorphites (Rugiferites) sofanus (BOEHM) [M] (Varians-Oolith von Röttingen, DIETZE & SCHWEIGERT 2000, Taf. 2, Fig. 2)
der Subcontractus-Zone zuordenbar:
Bullatimorphites (*Rugiferites*) *rugifer* (BUCKMAN) [M] (B-Ob: V 2c, d)
B. (*R.*) *polypleurus* (BUCKMAN) et var. [M] (B-Ob: V 2c)
Prohecticoceras ochraceum (ELMI) [M] (B-Ob: V 2, unhorizontiert) (Abb. 12, Fig. 3)
Paroecotraustes splendens (ARKELL) [m] (B-Okr: V 2, unhorizontiert; B-Ob, V 2c/d; DIETL & KAPITZKE 1983, Taf. 1 Fig. 2)
der Morrisi-Zone zuordenbar:
Morrisiceras morrisi (OPPEL) [M] (B-Aa: V 2d)
Holzbergia schwandorfense (ARKELL) [m] (B-Aa: unhorizontiert, nach der Erhaltung aus V 2d)
nicht eindeutig einer (Sub-)Zone zuordenbar:
Asphinctites patrulii HAHN [M] (Taf. 10, Fig. 7)
A. aff. *patrulii* HAHN (n. sp.) [M] (B-Aa, Ob-Jü: V 2b/c) (Taf. 10, Fig. 5–6)
Oxycerites limosus (BUCKMAN) [M] (B-Os, B-Okr: V 2)
O. pygmaeus (ARKELL) [M] (B-Aa: V 2)
Oecotraustes bomfordi ARKELL [m] (Ob-Jü: V 2b/c)
Oe. decipiens (DE GROSSOUVRE) [m] (B-Aa: V 2)
Oe. maubeugei STEPHANOV [m] (B-Aa: V 2b/c)
Oe. aff. *bradleyi* ARKELL [m] (B-Aa: V 2)
Wagnericeras fortecostatum (DE GROSSOUVRE) [M] (B-Aa: V 2b/c)
W. wagneri (OPPEL) [M] (Ob-Jü: V 2, unhorizontiert)
W. aff. *arbustigerum* (D'ORBIGNY) [M] (B-Aa, B-Ob: V 2, unhorizontiert)
Subgrossouvria uriniacensis (LISSAJOUS) [M] (B-Aa: V 2, unhorizontiert; Ob-Vo: V 2c)
S. recuperoi (GEMMELLARO) [M] (B-Okr: V 2, unhorizontiert) et sp. aff. (Ob-Ka: V 2b, c; Ob-Vo: V 2c)
S. cf. *vericiacensis* (LISSAJOUS) [M] (B-Kr: V 2, unhorizontiert)
Procerites subprocerus (BUCKMAN) [M] (B-Aa, B-Okr: V 2, unhorizontiert)
P. tmetolobus BUCKMAN [M] (B-Ob: V 2, unhorizontiert; B-Aa: V 2b/c)
P. mirabilis ARKELL [M] (B-Ob: V 2, unhorizontiert)
P. imitator (BUCKMAN) [M] (B-Ob: V 2, unhorizontiert; B-Aa: V 2b, c)
P. stephanovi HAHN [M] (B-Aa: V 2, unhorizontiert)
?*P. suprapalatinus* (ARKELL) [?M] (B-Aa, B-Kr: V 2b/c)
?*P. prisciacensis* (LISSAJOUS) [M] (B-Aa: V 2, unhorizontiert)
Siemiradzkia procera (v. SEEBACH) [m] (B-Aa: V 2, unhorizontiert)
S. aurigera (OPPEL) [m] (B-Aa: V 2c; B-Ob, B-Ga: V 2, unhorizontiert)
S. lenthayensis (BUCKMAN) [m] (B-Okr: V 2, unhorizontiert)
S. lochenensis HAHN [m] (B-Aa: V 2b)
S. matisconensis (LISSAJOUS) [m] (B-Aa, B-Ob, B-Os: V 2, unhorizontiert)
S. pelletieri (LISSAJOUS) [m] (B-Aa: V 2b/c; Ob-Vo, Ob-Jü, B-Kr: V 2, unhorizontiert)
S. detorta (DE GROSSOUVRE) [m] (B-Aa: V 2, unhorizontiert)
S. obliqueradiata (LISSAJOUS) [m] (B-Aa: V 2d)
S. davitashvilii STEPHANOV [m] (B-Aa: V 2, unhorizontiert)
S. berthae (LISSAJOUS) [m] (B-Kr: V 2, unhorizontiert)
S. inflexa (DE GROSSOUVRE) [m] (B-Aa: V 2c; Ob-Jü, B-Okr: V 2, unhorizontiert)
S. aff. *bienaszi* (sensu LISSAJOUS) [m] (B-Kr: V 2, unhorizontiert)
Sphaeroptychius marginatus (LISSAJOUS) [m] (B-Aa: V 2c; Ob-Jü: V 2d; Ob-Ka: V 2d)

Schicht V 3 (Subcontractus-Zone)

In den Aufschlüssen von Bopfingen-Oberdorf konnten DIETL & KAPITZKE (1983, dort Schicht 6) in einer Mergelfuge von 4–8 cm Mächtigkeit für die Subcontractus-Zone typische Ammoniten nachweisen. In den Aufschlüssen aus Bopfingen selbst gelangen aus diesem stratigraphischen Niveau keine horizontierten Ammonitenfunde. Im am weitesten östlich gelegenen genauer untersuchten Aufschluss (Bopfingen-Oberer Kreuzheckenweg) fällt diese Mergelfuge meist aus; die Schichten V 2 bis V 4 bilden dann eine durchgehende Kalkmergelbank.

Ammonitenfauna: siehe DIETL & KAPITZKE (1983); ergänzende Funde:
Cadomites (C.) orbignyi DE GROSSOUVRE [M] (Ob-Vo)
Trolliceras reuteri (ARKELL) [m] (B-Os, B-Aa, nach anhaftendem Gestein V 3)

Schicht V 4 (Morrisi-Zone)

Schicht V 4 (= Schicht 7 in DIETL & KAPITZKE 1983) ist in den Aufschlüssen in Bopfingen-Oberdorf teils als 10–15 cm mächtige kompakte Bank, die mit einem Hartgrund abschließt, teils als zweigeteilte Knollenlage mit meist graubrauner eisenoolithischer Matrix und brauner Verwitterungsrinde erhalten. Wo die Schicht V 4 eine Zweiteilung erkennen lässt, ist auf der Oberseite der unteren Bank bzw. Knollenlage ebenfalls ein Hartgrund zu beobachten. Im Aufschluss Bopfingen-Aalener Straße ist die Bank, welche der Schicht V 4 entspricht, etwa 10 cm mächtig. Muscheln und Brachiopoden sind dort häufig. Die Unterseite der Bank zeigt ein unruhiges Relief. Im Aufschluss Bopfingen-Oberer Kreuzheckenweg sind die Schichten V 2 bis V 4 zu einer einzigen Bank mit einer Mächtigkeit von 40–45 cm verschmolzen. Von einem Feld nordöstlich dieses Aufschlusses konnte K.-H. SPIETH (Freiberg) einen großwüchsigen *Morrisiceras schlippei* bergen, der aus dem obersten Bereich dieser Bank stammen dürfte.

Ammonitenfauna: siehe DIETL & KAPITZKE (1983); ergänzende Funde:
Cadomites (C.) bremeri TSERETELI [M] (Ob-Vo)
Morrisiceras schlippei (ARKELL) [M] (Feldfund östlich des Ipf, nach Erhaltung V 4)
M. krumbecki ARKELL [M] (Ob-Vo)
Bullatimorphites sp. [M] (B-Aa)
Homoeoplanulites homoeomorphus BUCKMAN [m] (B-Aa)
Sphaeroptychius marginatus (LISSAJOUS) [m] (B-Os)

Über Schicht V 4 ist erneut eine Mergellage (V 5) ausgebildet. Darüber folgt dann der Orbis-Oolith (Schicht 8 in DIETL & KAPITZKE 1983).

2.2. Die Schichtenfolge bei Röttingen

Neue Aufschlüsse am südlichen Ortsrand von Lauchheim-Röttingen haben den Varians-Oolith in einer mächtigeren als der bisher von dort bekannten Ausbildung erschlossen (DIETZE & SCHWEIGERT 2000). Der Varians-Oolith kann im dortigen Neubaugebiet auf 40–50 cm anschwellen und besteht dann aus zwei durch eine Mergelfuge getrennten oolithischen Kalkbänken, die vom Orbis-Oolith überlagert werden. Mittelbathonische Faunenelemente sind erheblich seltener als in den von DIETZE & SCHWEIGERT (2000) vorgestellten Aufschlüssen; dafür ist das Unter-Bathonium durch eine reiche Ammonitenfauna, vor allem großwüchsigen Oraniceraten der *O. gyrumbilicum*-Gruppe und Proceriten vertreten.

Im Jahr 2005 war östlich von Röttingen am Tonnenberg anlässlich des Baus eines

Regenrückhaltebeckens eine in das Bathonium und Callovium zu stellende Schichtenfolge auf mehreren tausend Quadratmetern aufgeschlossen. Über dem dort nicht näher untersuchten Parkinsonien-Oolith war eine wenige Zentimeter mächtige Mergelfuge ausgebildet, die eine *Parkinsonia convergens* enthielt. Zumindest an diesem Aufschluss reicht somit die Convergens-Subzone sogar noch über den Parkinsonien-Oolith hinauf. Darüber folgten:

- Eine 15–30 cm mächtige oolithische Bank, die eine sehr reiche unter- und mittelbathonische Ammonitenfauna erbrachte. Ein dominierendes Faunenelement sind in die Macrescens-Subzone der Zigzag-Zone zu stellende Oraniceraten der *O. gyrumbilicum*-Gruppe, die bis 45 cm Durchmesser Endgröße erreichten. *Asphinctites tenuiplicatus* belegt die Tenuiplicatus-Subzone, Rugiferiten und eine *Holzbergia schwandorfense* die Subcontractus- und Morrisi-Zone. Aus der darüber folgenden, bis zu 3 cm mächtigen Mergelfuge konnte ein *Morrisiceras* sp. (Morrisi-Zone) geborgen werden.
- Eine eisenoolithische, grau gefärbte, 15–20 cm mächtige Bank, die an seltenen Funden kleinwüchsige, wenig diagnostische Perisphinctiden erbrachte.
- Eine 20–30 cm mächtige oolithische Tonmergellage, die ungefähr in ihrer Mitte eine knollig ausgebildete Bank von 7–10 cm Mächtigkeit enthielt.
- Der meist 15–20 cm mächtige Orbis-Oolith mit *Oxycerites orbis* und Homoeoplanuliten (Orbis-Zone des Ober-Bathonium).

Die hangenden Schichten des Callovium können gut mit der von CALLOMON et al. (1992) an der Straße von Bopfingen nach Kirchheim beschriebenen Schichtenfolge korreliert werden.

3. Die Ammoniten-Faunenhorizonte im Ipf-Gebiet

3.1. Allgemeine Bemerkungen

Die einzelnen Gesteinsschichten, die durch feinhorizontiert aufgesammelte, im Profil aufeinander folgende und voneinander unterscheidbare Ammonitenvergesellschaftungen gegliedert werden können, repräsentieren Ammoniten-Faunenhorizonte. Diese biostratigraphischen Einheiten werden in einen chronostratigraphischen Rahmen standardisierter Stufen, Zonen und Subzonen gestellt. Die am Ipf nachgewiesenen Ammoniten-Faunenhorizonte entsprechen jeweils lediglich einem Schnappschuss von sehr kurzer Zeitspanne innerhalb der viel länger dauernden chronostratigraphischen Einheiten. Deren ganz überwiegende Zeitdauer ist – zumindest am Ipf – nicht durch fossilführende Sedimente dokumentiert. Andernorts könnten noch weitere Faunenhorizonte vorkommen, die am Ipf fehlen oder zumindest nicht nachweisbar sind. Diese Arbeitsweise erlaubt die höchstauflösende Fein-Korrelation mit Ammoniten-Faunenhorizonten anderer Fundgebiete.

3.2. Ober-Bajocium, Parkinsoni-Zone

Truellei-Subzone

Zur Vermeidung von Verwechslungsmöglichkeiten und aus Prioritätsgründen verwenden wir als mittlere Subzone der Parkinsoni-Zone die Truellei-Subzone und nicht die Parkinsoni-Subzone.

Ammoniten-Faunenhorizont der ***Parkinsonia friedericiaugusti***

Der *friedericiaugusti*-Horizont ist durch die Morphospezies *P. parkinsoni*, deren feiner berippte Variante *P. friedericiaugusti* sowie schon zu *P. bomfordi* überleitende rundlichere Varianten vorgenannter Morphospezies gekennzeichnet. Die makroconchen Parkinsonien zeigen ein Variabilitätsspektrum, das von *P.* cf. *dorsetensis* bis hin zu *P.* cf. *pseudoferruginea* reicht. Als Seltenheit findet sich die Morphospezies *P. clapense*. Die übrige Ammonitenfauna ist wenig diagnostisch. Faunenelemente wie Perisphinctiden, Lissoceraten, Cadomiten oder Oppeliiden sind jedoch häufig. Die Abgrenzung zum liegenden *subarietis* β-Horizont ist durch den Wechsel von der *P. acris/subarietis/arietis/rarecostata*-Gruppe zur *P. friedericiaugusti/parkinsoni*-Gruppe (mit Varianten mit rundlicherem Windungsquerschnitt) sehr einfach zu ziehen. Zudem kommen im *friedericiaugusti*-Horizont im Gegensatz zum *subarietis* β-Horizont keine Garantianen mehr vor. Zwischen den beiden Faunenhorizonten liegt angesichts der ausgeprägten evolutiven Weiterentwicklung der Gattung *Parkinsonia* sicherlich eine größere zeitliche Lücke. Insbesondere der aus Süd-England (Burton Bradstock, Halfway House) bekannte Ammoniten-Faunenhorizont Bj-27b mit *P. parkinsoni* s. str. sowie *Strigoceras truellei* als charakteristischen Faunenelementen (Callomon & Cope 1995) scheint am Ipf größtenteils zu fehlen. Es kann jedoch nicht ausgeschlossen werden, dass ein vergleichbar alter Ammoniten-Faunenhorizont zumindest linsenförmig an bis jetzt nicht bekannten Stellen am Ipf vorhanden ist. Unhorizontierte und lediglich mit „Ipf" oder „Bopfingen" bezeichnete Altfunde lassen dies als möglich erscheinen.

Ammonitenfauna:
- *Parkinsonia parkinsoni* (Sowerby) et var. [m]
- *P. friedericiaugusti* Wetzel et var. [m]
- *P. mutabilis* Nicolesco [m]
- *P.* cf. *schloenbachi* (Schlippe) [m]
- *P.* cf. *dorsetensis* (Wright) [M]
- *P.* cf. *pseudoferruginea* Nicolesco [M]
- *„Planisphinctes" tenuissimus* (Siemiradzki) [m]
- *Vermisphinctes* aff. *vermiformis* Buckman [M und m]
- *Prorsisphinctes* sp. [M]
- *Cleistosphinctes* sp. [m]
- *Lissoceras oolithicum* (d'Orbigny) [M]
- *L. ferrifex* (Zittel) [M]
- *Cadomites (C.) psilacanthus* (Wermbter) [M]
- *C. (Polyplectites) gracilis* Westermann [m]
- *Oxycerites aspidoides* (Oppel) [M]
- *O.* sp. [M]
- *Oecotraustes* cf. *nodifer* Buckman [m]

sehr wahrscheinlich diesem Ammoniten-Faunenhorizont zuordenbar:
- *Parkinsonia clapense* Maubeuge [M]
- *Lobosphinctes* sp. [M]
- *Vermisphinctes* sp. [M und m]
- *V. vermiformis* Buckman [m]
- *Strigoceras truellei* (d'Orbigny) [M]

Da der Ipf oder seine nähere Umgebung nicht der locus typicus einer Ammonitenart aus diesem Ammoniten-Faunenhorizont ist, wird eine Index-Art aus Norddeutschland ausgewählt. *P. friedericiaugusti* bietet sich zum einen deshalb an, weil die Funde vom Ipf ausgezeichnet mit dem Holotypus dieser Art (Wetzel 1911, Taf. 16, Fig. 7–8) übereinstimmen. Zum anderen hat Wetzel bei der Aufstellung die-

ser Art den von QUENSTEDT (1856–57, Taf. 63, Fig. 8) abgebildeten Fund aus dem Parkinsonien-Oolith vom Ipf mit den Worten: „Die oben [in der Synonymie] bezeichnete QUENSTEDTsche Abbildung bedarf eines neuen Artnamens" mit in diese Art einbezogen. Dieses Stück ist leider in der QUENSTEDT-Sammlung in Tübingen nicht mehr auffindbar. Nach der Abbildung zu urteilen, ist es mit den hier als *P. friedericiaugusti* bestimmten Stücken vom Ipf artgleich.

WESTERMANN (1967, Tab. 1) hat als „unsichere" oberste Subzone der Parkinsoni-Zone eine Subzone der „*Parkinsonia friederici-augusti*" vorgeschlagen. Er nahm dabei im Text unter dem Stichwort „*Parkinsonia parkinsoni*" auf KUMM (1952) Bezug, der in seiner Parkinsoni-Zone *P. friederici-augusti* (oben) beschrieben habe. In KUMMS Tabelle 14 oder dem dazugehörigen Text findet sich solches jedoch nicht. Allerdings hat WETZEL (1911: 204) – auf den sich KUMM seinerseits bezog – ausgeführt, dass diese Art im oberen Teil der oberen Parkinsonien-Schichten von Bethel bei Bielefeld gefunden wurde. Was damit biostratigraphisch genau gemeint war, ist völlig offen. Diese Subzone der *P. friedericiaugusti* wurde deshalb zu Recht von anderen Autoren nicht aufgegriffen und sollte auch in Zukunft keine Verwendung finden. Eine Verwechslungsmöglichkeit mit dem *friedericiaugusti*-Horizont in Schwaben besteht deshalb nicht.

Bomfordi-Subzone

Ammoniten-Faunenhorizont des *Oxycerites aspidoides*

Der *aspidoides*-Horizont lässt sich vom *friedericiaugusti*-Horizont gut durch die erneut fortschreitende Evolution der Gattung *Parkinsonia* unterscheiden, die sich insbesondere in einer noch größeren Formenvielfalt äußert. Man könnte zahlreiche Morphospezies mit im Vergleich zu *P. parkinsoni* rundlicherem Windungsquerschnitt und vor allem ventral stumpfer werdender Berippung beschreiben. Ein Teil der Morphospezies der Gattung *Parkinsonia* reicht jedoch vom *friedericiaugusti*-Horizont bis in den *aspidoides*-Horizont. *Oxycerites aspidoides* ist ein häufiges Faunenelement des *aspidoides*-Horizonts, Strigoceraten wurden in diesem bisher noch nicht nachgewiesen. Die übrige Ammonitenfauna ist zur Abgrenzung vom *friedericiaugusti*-Horizont im Liegenden nicht geeignet.

DIETL (1982) erkannte, dass der Typus-Horizont von *Ammonites aspidoides* OPPEL der obere Bereich des Parkinsonien-Ooliths am Ipf ist und es sich bei dieser Art deswegen nicht – wie bis dahin angenommen – um einen für das Ober-Bathonium charakteristischen Vertreter handelt. Durch weitere Neufunde konnte jetzt präzisiert werden, dass der Typus-Horizont von *Oxycerites aspidoides* in der Schicht P 7ai liegt (Taf. 6, Fig. 2). Die Art kommt auch in der kondensierten Schicht P 7aii vor, dagegen überhaupt nicht in Schicht P 7b. Deshalb können wir ausschließen, dass der *exstinctus*-Horizont der Typus-Horizont dieser Art ist. Die sehr seltenen Funde von *O. aspidoides* aus Schicht P 6 (*friedericiaugusti*-Horizont) unterscheiden sich hinsichtlich ihrer Erhaltung vom OPPELschen Lectotypus der Art vom Ipf deutlich.

Ammonitenfauna:

Parkinsonia bomfordi ARKELL et var. [M]
P. schloenbachi (SCHLIPPE) et var. [m]
P. zatwornitzkii BESNOSOV et var. [m]
P. pseudoparkinsoni WETZEL et var. [m]
P. cf. *perplanulata* WETZEL [m]

P. sp. [M]
Oxycerites aspidoides (Oppel) [M]
O. harpophorus Buckman [M]
„*Planisphinctes*" *tenuissimus* (Siemiradzki) [m]
Cleistosphinctes sp. [m]
Cadomites (Polyplectites) sp. [m]
sehr wahrscheinlich diesem Ammoniten-Faunenhorizont zuordenbar:
Procerites costulatosus (Buckman) [M]
Lobosphinctes sp.

3.3. Unter-Bathonium, Zigzag-Zone

Convergens-Subzone

Ammoniten-Faunenhorizont des ***Cadomites exstinctus***

Die Aufschlüsse am Ipf erweitern das aus Süddeutschland bisher bekannte Faunenspektrum im ältesten Bathonium erheblich. Mit engnabeligen und feinberippten Vertretern der Gattung *Morphoceras* sowie der Untergattung *Pseudodimorphinites* treten erstmals Morphoceratidae auf, die in der Bomfordi-Subzone am Ipf noch fehlen. Die Parkinsonien haben sich zum variablen Dimorphenpaar *Parkinsonia pachypleura* [m]/*P. convergens* [M] weiterentwickelt (beide mit nunmehr tendenziell stumpferer Berippung). Als völlig neues Faunenelement tritt die Gattung *Oraniceras* mit Formen auf, die schon auf den mittleren Windungen extrem evolut sind. Sehr charakteristisch für den *exstinctus*-Horizont ist auch der namengebende *Cadomites exstinctus*. Zwischen *aspidoides*- und *exstinctus*-Horizont enthält ein kondensierter Bereich der Schichtfolge (P 7aii) Ammoniten beider Ammoniten-Faunenhorizonte.

Ammonitenfauna:
Cadomites exstinctus (Quenstedt) [?m]
Parkinsonia pachypleura Buckman et var. [m]
Parkinsonia [„*Gonolkites*"] *convergens* (Buckman) [M]
Oraniceras n. sp. [aff. *fretense* (Wetzel)] [M]
O. n. sp. [aff. *wuerttembergicum* (Oppel)] [m]
Planisphinctes acurvatus (Wetzel) [m]
sehr wahrscheinlich diesem Ammoniten-Faunenhorizont zuordenbar:
Asphinctites (Pseudodimorphinites) replictum (Buckman) [M]
A. (P.) pinguis (de Grossouvre) [M]
Morphoceras aff. *multiforme* Arkell [M]
?*Bullatimorphites* sp. [M]
Lissoceras psilodiscus (Schloenbach) [M]
Oxycerites limosus (Buckman) [M]
von der Oberkante des Parkinsonien-Ooliths von Röttingen:
Polysphinctites polysphinctus (Buckman) [m] (Dietze & Schweigert 2000, Taf. 2, Fig. 2)

In Sengenthal (Fränkischer Jura, vgl. Callomon et al. 1987) lässt sich die Convergens-Subzone in zwei Ammoniten-Faunenhorizonte untergliedern (horizontiertes Sammlungsmaterial von und Diskussion mit M. Görlich, Altdorf). Im älteren Ammoniten-Faunenhorizont im Top des Parkinsonien-Ooliths (Schicht 9 Oberseite in Callomon et al. 1987) dominieren *Parkinsona convergens*, *P. pachypleura*, *Morphoceras parvum* (und andere Arten engnabeliger und feinberippter Morphoceraten), *Ebrayiceras* sp., *Lissoceras* sp. (mit breiterem Windungsquerschnitt als *Lissoceras psilodiscus*), Perisphinctiden, Oxyceriten, Oecotrausten und *Pseudodimorphinites pinguis*, während *Cadomites exstinctus* und *Lissoceras psilodiscus* fehlen. Der

jüngere Ammoniten-Faunenhorizont enthält *Cadomites exstinctus*, *Lissoceras psilodiscus*, *Parkinsonia convergens*, *P. pachypleura*, *Planisphinctes acurvatus* und *Morphoceras* sp. (Schicht 10 in CALLOMON et al. 1987). Ob der *exstinctus*-Horizont vom Ipf nur dem oberen der beiden Ammoniten-Faunenhorizonte von Sengenthal entspricht oder auch zumindest teilweise dem älteren der beiden, kann momentan nicht entschieden werden. Auffallend ist, dass die Gattung *Oraniceras* in der Convergens-Subzone von Sengenthal bisher noch nicht nachgewiesen ist.

Ebenso muss gegenwärtig offen bleiben, wie diese beiden Ammoniten-Faunenhorizonte in der Convergens-Subzone von Sengenthal sowie der *exstinctus*-Horizont mit dem *convergens*-Horizont in Südengland (CALLOMON & COPE 1995) zu korrelieren sind. Deshalb sollte der für das Ipf-Gebiet seither verwendete *convergens*-Horizont (sensu DIETZE & SCHWEIGERT 2000) zur Vermeidung von Verwechslungen neu benannt werden; als neue Index-Art dieses Ammoniten-Faunenhorizontes wird hier *C. exstinctus* (Typus-Lokalität dieser Art ist Eningen unter Achalm) vorgeschlagen. Einer der beiden Autoren (G. D.) konnte nachweisen, dass *C. exstinctus* am Aichelberg (Mittlere Schwäbische Alb) ebenfalls in der Convergens-Subzone auftritt.

Macrescens-Subzone

Ammoniten-Faunenhorizont des *Oraniceras gyrumbilicum*

Im *gyrumbilicum*-Horizont am Ipf fehlen „Gonolkiten" und *Parkinsonia pachypleura* bisher völlig. Sehr charakteristisch für diesen Horizont ist die Gruppe um *O. gyrumbilicum* [M]/*O. wuerttembergicum* [m], die im *exstinctus*-Horizont noch fehlt. Proceriten treten nunmehr ebenso wie Siemiradzkien häufig auf. Die Morphoceratenfauna wird diverser mit weiternabeligen Formen als im *extinctus*-Horizont. Typisch für den *gyrumbilicum*-Horizont am Ipf ist auch *Phlycticeras dorsocavatum*. Die Gattung *Eohecticoceras* tritt erstmals hier auf.

Ammonitenfauna:
- *Oraniceras gyrumbilicum* (QUENSTEDT [M]
- *O. wuerttembergicum* (OPPEL) [m]
- *O. validum* (WETZEL) [m]
- *O. fretense* (WETZEL) sensu HAHN [M]
- *Procerites laeviplex* (QUENSTEDT) [M]
- *P. fullonicus* (BUCKMAN) [M]
- *P. imitator* (BUCKMAN) [M]
- *Siemiradzkia aurigera* (OPPEL) [m]
- *S. lochenensis* HAHN [m]
- *Morphoceras patescens* (BUCKMAN) [M]
- *M. egrediens* WETZEL et sp. cf. [M]
- *M.* cf. *multiforme* ARKELL [M]
- *Ebrayiceras rursum* BUCKMAN [m]
- *E. sulcatum* (v. ZIETEN) [m]
- *Phlycticeras dorsocavatum* (QUENSTEDT) [M]
- *Oxycerites* sp. [M]
- *Oecotraustes* sp. [m]
- *Eohecticoceras* cf. *huguenini* ELMI [M]

sehr wahrscheinlich diesem Faunenhorizont zuordenbar:
- *Morphoceras macrescens* (BUCKMAN) [M]
- *M. patescens* (BUCKMAN) [M]
- *M.* sp. [cf. QUENSTEDT 1886–87, Taf. 73, Fig. 27] [M]

M. jactatum (BUCKMAN) [M]
Eohecticoceras cf. *primaevum* (DE GROSSOUVRE) [M]
Procerozigzag pseudoprocerus (BUCKMAN) [M]
Zigzagiceras euryodos (SCHMIDT) [m]

Yeovilensis- und Tenuiplicatus-Subzone

Ammoniten dieser Subzonen sind in den untersuchten Profilen am Ipf in den Schichten V 2b–d vorhanden, lassen sich aber kondensationsbedingt nicht voneinander getrennt aufsammeln. Die für die Yeovilensis-Subzone kennzeichnenden Oppelien wie *Oxycerites yeovilensis* treten im kondensierten Bereich der Schichten V 2b und V 2d auf. In diesen Schichten finden sich mit *Asphinctites tenuiplicatus* und *Polysphinctites secundus* auch die Tenuiplicatus-Subzone kennzeichnende Ammoniten.

Leider lassen sich viele der zahlreichen Ammonitenfunde infolge der vorliegenden Kondensation keiner (Sub-)Zone sicher zuordnen. Die Fossillisten der Yeovilensis- und Tenuiplicatus-Subzone der Zigzag-Zone sowie der Progracilis- und Subcontractus-Zone ließen sich ansonsten sicherlich ganz erheblich erweitern.

Im Wesentlichen ist die Kondensation und Durchmischung durch Bioturbation und/oder Aufarbeitung bei Sturmereignissen bedingt. Wiederholt wurden präfossilisierte Ammoniten aus den jeweils noch wenig verfestigten Sedimenten über der Schicht V 2a herausgelöst und zusammen mit stratigraphisch jüngeren Ammoniten erneut abgelagert. Da sich die Schichtmächtigkeit im Zentimeterbereich bewegt und der ehemalige Meeresboden uneben ausgebildet war, liegen zudem später abgelagerte Ammoniten im Aufschluss manchmal profilmäßig tiefer – in ehemaligen Kolken oder Vertiefungen – als früher abgelagerte Ammoniten. Eine biostratigraphische Gliederung ist somit in den Schichten V 2b–d nicht möglich.

3.4. Mittel-Bathonium, ?Progracilis-, Subcontractus- und Morrisi-Zone

Hier sei auf die ausführliche Darstellung von DIETL & KAPITZKE (1983) sowie auf DIETZE & SCHWEIGERT (2000) verwiesen. Die Progracilis-Zone ist lediglich durch wenige, typische Ammoniten belegt, was auf ein allenfalls gelegentliches, linsenförmiges Auftreten entsprechend alter Schichten schließen lässt. Nur an wenigen Stellen um den Ipf lassen sich Ammoniten aus der Subcontractus- und der Morrisi-Zone getrennt voneinander nachweisen. Meist ist dies jedoch infolge von Kondensationsvorgängen nicht möglich.

3.5. Ober-Bathonium, Orbis-Zone

Die Orbis-Zone (Blanazense-Subzone, *orbis*-Horizont) ist am Ipf ebenso wie in Röttingen (DIETZE & SCHWEIGERT 2000) durch *Oxycerites orbis* (GIEBEL) im Orbis-Oolith belegt. Der *orbis*-Horizont wurde von DIETL & CALLOMON (1988) aufgestellt.

4. Korrelation mit Sengenthal und Greding (Fränkische Alb)

Die lithologischen Verhältnisse im Steinbruch Sengenthal (CALLOMON et al. 1987) sowie im Tunnel der ICE-Trasse Nürnberg–München bei Greding (DIETZE et al.

2004) sind denjenigen am Ipf recht ähnlich. Über dem geringmächtigen, eisenoolithischen und rötlich gefärbten Parkinsonien-Oolith folgt an allen drei Fundorten der nur wenige Dezimeter mächtige, ebenfalls eisenoolithische Varians-Oolith. Diese Schichten der drei Fundorte können deshalb zwanglos in die Sengenthal-Formation gestellt werden (GROISS et al. 2000). Die Schichten im Ober-Bajocium und Bathonium um den Ipf zeigen eine „fränkische" Faziesausbildung im Gegensatz zur meist tonigen Beckenfazies der Mittleren Schwäbischen Alb.

Biostratigraphisch können die Schichten in der Parkinsoni- und basalen Zigzag-Zone am Ipf – abgesehen von Schicht P 7aii – hervorragend feinstratigraphisch gegliedert werden. Dies ist weder bei Greding noch in Sengenthal möglich. Die Truellei-Subzone ist bei Greding von sehr stark schwankender Mächtigkeit. Schicht 4a bei Greding (DIETZE et al. 2004) entspricht in etwa der Schicht P 6 am Ipf. CALLOMON et al. (1987) haben die Schichten 7 und 8 in Sengenthal in die „Densicosta" (= Truellei)-Subzone gestellt. Die Bomfordi-Subzone ist an allen drei Fundorten nachweisbar. Ammoniten der Convergens-Subzone sind in Greding gelegentlich im oberen Bereich des Parkinsonien-Ooliths vorhanden. Hinsichtlich der Verhältnisse in Sengenthal sei auf die Bemerkungen S. 24–25 verwiesen. Ähnlich wie um den Ipf sind in Sengenthal und bei Greding die Schichten von der Zigzag- bis zur Morrisi-Zone kondensiert. Ob die Subcontractus- bzw. die Morrisi-Zone wie gelegentlich am Ipf auch an manchen Stellen im Steinbruch Sengenthal im Profil getrennt nachgewiesen werden können, ist offen. Die Zone des *Oxycerites orbis* lässt sich in Sengenthal in feinerem Maße gliedern als am Ipf (DIETL & CALLOMON 1988).

5. Kurze Bemerkungen zur Ammonitenfauna

5.1. Familie Morphoceratidae HYATT, 1900

Die Gattung *Morphoceras* ist in der Convergens-Subzone am Ipf lediglich durch einen einzigen Fund belegt (Taf. 10, Fig. 3). Ein vergleichbares, aber vollständiger erhaltenes Fundstück aus dem obersten Bereich des Parkinsonien-Ooliths von Sengenthal (Fränkische Alb) mit ähnlich feiner Berippung und gleichfalls bemerkenswert engem Nabel wurde von KÖSTLER & SCHAIRER (1996) abgebildet. Die Gattung *Morphoceras* zeigt in der Macrescens-Subzone zahlreiche Übergänge zwischen den bekannten nominellen Morphospezies (Taf. 10, Fig. 4). Dies legt die Vermutung nahe, dass sämtliche Morphoceraten einer Zeitebene lediglich zu einer einzigen Biospezies gehören. Von Ebrayiceraten, den mikroconchen Partnern der Gattung *Morphoceras*, ließen sich in der Macrescens-Subzone am Ipf die Arten *Ebrayiceras sulcatum* und *E. rursum* nachweisen. Sowohl *Asphinctites (Pseudodimorphinites) replictum* (Taf. 10, Fig. 2) als auch *A. (P.) pinguis* (Taf. 10, Fig. 1) waren bisher aus dem deutschen Jura völlig unbekannt. Diese Nachweislücke kann nunmehr mit Neufunden aus der Convergens-Subzone vom Ipf geschlossen werden. Der mikroconche Partner der *A. (P.) ebrayoides/replictum/pinguis*-Gruppe, *Polysphinctites polyphinctus*, wurde schon von DIETZE & SCHWEIGERT (2000) aus der Convergens-Subzone (*exstinctus*-Horizont, bisher *convergens*-Horizont sensu DIETZE & SCHWEIGERT (2000)) von Röttingen vorgestellt. Erstmals konnte am Ipf die kleinwüchsige und feinberippte Art *Asphinctites patrulii* (Taf. 10, Fig. 7) nachgewiesen werden. Die als *A.* aff. *patrulii* (n. sp.) bestimmten Stücke gehören einer im Vergleich zu *A. patrulii*

kleinerwüchsigen Form mit schmalerem Windungsquerschnitt und schwächer gerundeten Flanken an (Taf. 10, Fig. 5–6). Leider stammen die Funde aus dem Kondensationsbereich der Schichten V 2b–d. Vermutlich sind diese Stücke jedoch der Tenuiplicatus-Subzone zuzurechnen. Relativ häufig finden sich am Ipf, meist etwas über der Mitte der Bank V 2, Ammoniten der Art *A. tenuiplicatus* in ihrer ganzen Variationsbreite.

5.2. Familie Stephanoceratidae Neumayr, 1875

Ein häufiges und charakteristisches Ammoniten-Faunenelement des *exstinctus*-Horizonts (Convergens-Subzone) am Ipf ist die von Hahn (1971) und Galácz (1980) ausführlich abgehandelte Art *Cadomites exstinctus.* Die Ausführungen dieser Autoren können nun durch die Darstellung der Variabilität dieser Art, die sich vor allem in einem unterschiedlich breiten Windungsquerschnitt ausdrückt, ergänzt werden (Abb. 8, Fig. 1–3). *C. exstinctus* ist auch in der Convergens-Subzone des Parkinsonien-Ooliths am Aichelberg sowie in der Convergens-Subzone von Sengenthal (Bank 10, Abb. 4 in Callomon et al. 1987) häufig. Auch an ihrer Typuslokalität Eningen unter Achalm (Mittlere Schwäbische Alb) scheint diese Art nicht selten zu sein, wie die zahlreichen von Quenstedt (1886–1887, Taf. 74) abgebildeten Exemplare aus der dortigen Zigzag-Zone nahelegen. Ob es sich beim Lectotypus der Art um einen Mikroconch oder einen Makroconch handelt, ist noch nicht abschließend geklärt.

Erst in der Subcontractus- und der Morrisi-Zone (Mittel-Bathonium) können wir mit Funden von *C.* cf. *orbignyi* und *C. bremeri* die Gattung *Cadomites* am Ipf wieder belegen.

5.3. Familie Strigoceratidae Buckman, 1924

Sämtliche horizontiert geborgenen Stücke von *Phlycticeras dorsocavatum* (Quenstedt) [M] (Abb. 11) des Ipf-Gebietes stammen aus dem *gyrumbilicum*-Horizont. Der sexualdimorphe Partner von *P. dorsocavatum*, *Oecoptychius subrefractus* (Buckman) [m] (Schweigert & Dietze 1997), konnte bisher im Ipf-Gebiet noch nicht nachgewiesen werden. Dies beruht mit Sicherheit lediglich auf einer Sammellücke.

Schweigert et al. haben eine Revision der Gattung *Strigoceras* nahezu fertiggestellt. Diese wird sich auch mit den Strigoceraten am Ipf (Abb. 6) befassen, weshalb im Rahmen vorliegender Arbeit weitere Ausführungen unterbleiben.

5.4. Familie Oppeliidae Bonarelli, 1894

Die Art *Oxycerites aspidoides* ist typisch für den *aspidoides*-Horizont am Ipf. Die Art *Lissoceras psilodiscus* (Taf. 7, Fig. 3) kommt häufig im *exstinctus*-Horizont vor; jüngere Nachweise der Gattung *Lissoceras* sind uns nicht gelungen. Erwähnenswert sind Funde von *Eohecticoceras* cf. *primaevum* (Abb. 12, Fig. 4) sowie eines in die Nähe von *E. huguenini* (Abb. 12, Fig. 2) zu stellenden Fundes aus der Macrescens-Subzone vom Ipf. Der Fund eines *Prohecticoceras* cf. *dominjoni* (Abb. 12, Fig. 1) aus dem Varians-Oolith von Röttingen steht morphologisch auch der Nominat-Art der Retrocostatum-Zone der mediterranen Faunenprovinz, *P. retrocostatum* (de Grossouvre) recht nahe. Vom Berippungsbild her würde er zu dieser Art passen, hinsichtlich des ventral mehr gerundeten Windungsquerschnittes und der weniger stark ausgeprägten

ventralen Knötchen am Ende der Sekundärrippen hingegen besser zu *P. dominjoni*. Dieses Fundstück ist jedoch mit Sicherheit kein Hinweis auf jüngstes Ober-Bathonium (ELMI 1967: 595), da das Fundniveau unterhalb des Orbis-Ooliths (Orbis-Zone) noch im Varians-Oolith liegt, in dem auch Ammoniten aus der Morrisi-Zone nachgewiesen wurden (DIETZE & SCHWEIGERT 2000). Es handelt sich bei dem als Abb. 12, Fig. 1 abgebildeten Fund somit um einen Ammoniten aus dem Mittel-Bathonium, der ansonsten meist erst im Ober-Bathonium ausgebildete Gehäusemerkmale der Gattung *Prohectioceras* aufweist. Ebenfalls aus dem Mittel-Bathonium stammt der Fund eines mit dem Holotypus der Art *P. ochraceum* (ELMI 1967, Taf. 5, Fig. 1 a–b) gut übereinstimmenden Stückes von Bopfingen-Oberdorf (Abb. 12, Fig. 3).

5.5. Familie Perisphinctidae STEINMANN, 1890

Das für den Nachweis der Macrescens-Subzone wichtige sexualdimorphe Paar *Zigzagiceras* [m]/*Procerozigzag* [M] ist durch die beiden Arten *Z. euryodos* (SCHMIDT) (Abb. 13, Fig. 1) und *P. pseudoprocerus* (BUCKMAN) (Abb. 13, Fig. 2–3) nachgewiesen. Im Gegensatz zur Tonfazies der mittleren Schwäbischen Alb sind diese Ammoniten am Ipf extrem selten. Unter hunderten von Ammonitenfunden aus dem Unter-Bathonium befanden sich nur die abgebildeten Stücke (je ein weiterer Fund konnte anlässlich des Baus der Bundesautobahn 7 bei Aalen-Westhausen im dort anstehenden Varians-Oolith gemacht werden). Die Arten *Z. euryodos* und *P. pseudoprocerus* sind in ihrem Vorkommen auf die Macrescens-Subzone der Zigzag-Zone beschränkt (STURANI 1966, HAHN 1969).

Bei *Planisphinctes acurvatus* (Taf. 7, Fig. 4) dürfte es sich um den mikroconchen Partner zu *Bigotites diniensis* STURANI handeln. Die letztgenannte Art wurde bisher am Ipf nicht nachgewiesen. In der Sammlung M. GÖRLICH (Altdorf) befinden sich jedoch Nachweise dieser Art aus der Convergens-Subzone von Greding (DIETZE et al. 2004).

5.6. Familie Parkinsoniidae BUCKMAN, 1920

Die Parkinsonien der Garantiana-Zone und der Acris-Subzone der Parkinsoni-Zone wurden schon von SCHWEIGERT et al. (2002) und DIETZE (2000) beschrieben. Die evolutive Weiterentwicklung der Gattung *Parkinsonia* BAYLE von der Truellei-Subzone bis zur Convergens-Subzone verläuft zu morphologisch immer differenzierteren Formen hin, wobei die innerhalb derselben Zeitebene auftretenden Varianten jeweils kontinuierlich durch Übergangsformen miteinander verbunden sind. Im *friedericiaugusti*-Horizont finden sich oftmals feiner berippte und/oder rundlichere Formen der Gattung mit mannigfaltigeren Merkmalskombinationen als bei den Funden aus der Acris-Subzone (Abb. 4, 5; Taf. 1, Fig. 2; Taf. 2, Fig. 1–2; Taf. 3, Fig. 1–3). In der Bomfordi-Subzone gibt es deutlich unterscheidbare Extremvarianten innerhalb der Gattung *Parkinsonia*, und zwar *P. schloenbachi* [m]/*P. bomfordi* [M] einerseits (Taf. 5) und *P. zatwornitzkii* [m]/*Parkinsonia* sp. [M] andererseits (Taf. 4). Die beiden Letzten leiten schon zu den Formen der Convergens-Subzone über (*P. pachypleura* [m] (Taf. 7, Fig. 1) und *P. convergens* [M] (Abb. 9)).

Wir haben die für makroconche Parkinsonien (Abb. 9; Taf. 1, Fig. 1) oftmals gebräuchlichen Morpho-Gattungen *Durotrigensia* BUCKMAN und *Gonolkites* BUCKMAN nicht verwendet. Es handelt sich hierbei nämlich um jüngere Synonyme der Gattung *Parkinsonia*.

Die von der Gattung *Parkinsonia* abzutrennende Gattung *Oraniceras* FLAMAND – deren endgültige systematische Stellung allerdings noch ungeklärt ist – tritt im *exstinctus*-Horizont am Ipf plötzlich und unvermittelt auf (Taf. 7, Fig. 2; Taf. 8–9). Dies lässt sich am plausibelsten als Folge eines Einwanderungsereignisses erklären. Es ist also nicht so, dass sich die Gattung *Oraniceras* – zumindest nicht in den jurassischen Meeresgebieten des heutigen Mitteleuropas – über die herkömmlicherweise gebrauchte Morpho-Gattung „*Gonolkites*" aus der Gattung *Parkinsonia* entwickelt hat.

Das hinsichtlich der Nabelweite auf den äußeren Windungen und der Stärke seiner Skulpturierung recht variable Dimorphenpaar *O. gyrumbilicum* [M]/*O. wuerttembergicum* [m] ist ein ganz charakteristisches Faunenelement der Macrescens-Subzone am Ipf (Abb. 10). Auf die Beschreibungen und Abbildungen von QUENSTEDT (1886–87) und HAHN (1970) sei verwiesen.

6. Literatur

BENTZ, A. (1924): Über Dogger und Tektonik der Bopfinger Gegend. – Jahresberichte und Mitteilungen des Oberrheinischen geologischen Vereines, Neue Folge, **13**: 1–45.

BLOOS, G., DIETL, G. & SCHWEIGERT, G. (2006): Der Jura von Süddeutschland in der STD 2002. – Newsletters in Stratigraphy, **41**: 263–277.

CALLOMON, J. H. & COPE, J. C. W. (1995): The Jurassic Geology of Dorset. – In: TAYLOR, P. D. (Hrsg.): Field Geology of the British Jurassic. – Geological Society (London), Memoir **16**: 286 S.

CALLOMON, J. H., DIETL, G., GALÁCZ, A., GRADL, H., NIEDERHÖFER, H.-J. & ZEISS, A. (1987): Zur Stratigraphie des Mittel- und unteren Oberjuras in Sengenthal bei Neumarkt/Opf. (Fränkische Alb). – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B, **132**: 53 S.

CALLOMON, J. H., DIETL, G. & NIEDERHÖFER, H.-J. (1992): On the true stratigraphic position of *Macrocephalites macrocephalus* (SCHLOTHEIM, 1813) and the nomenclature of the standard Middle Jurassic „Macrocephalus Zone". – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B, **185**: 65 S.

DIETL, G. (1982): Das wirkliche Fundniveau von *Ammonites aspidoides* OPPEL (Ammonoidea, Mittl. Jura) am locus typicus. – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B, **87**: 21 S.

DIETL, G. & KAPITZKE, M. (1983): Das Bathonium (Mittlerer Jura) zwischen Aalen und Bopfingen, östl. Schwäb. Alb. 1. Mittel-Bathonium. – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B, **93**: 27 S.

DIETL, G. & CALLOMON, J. H. (1988): Der Orbis-Oolith (Ober-Bathonium, Mittl. Jura) von Sengenthal/Opf., Fränk. Alb, und seine Bedeutung für die Korrelation und Gliederung der Orbis-Zone. – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B, **142**: 31 S.

DIETZE, V. (2000): Feinstratigraphie und Ammonitenfauna der Acris-Subzone (Parkinsoni-Zone, Ober-Bajocium, Mittlerer Jura) am Ipf (östliche Schwäbische Alb, Süddeutschland). – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B, **295**: 43 S.

DIETZE, V. & SCHWEIGERT, G. (2000): Zur Stratigraphie und Ammonitenführung des Ober-Bajociums und Bathoniums, insbesondere der Zigzag-Zone, Convergens-Subzone, von Röttingen (östliche Schwäbische Alb, Südwestdeutschland). – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B, **284**: 15 S.

DIETZE, V., SCHWEIGERT, G., CALLOMON, J. H. & GAUTHIER, H. (2002): Garantiana- und frühe Parkinsoni-Zone (Ober-Bajocium, Mittlerer Jura) am Ipf (östliche Schwäbische Alb, SW-Deutschland) mit Bemerkungen zur Phylogenie der Ammonitengattung *Garantiana* MASCKE, 1907. – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B, **315**: 89 S.

DIETZE, V., ERMER, G., GÖRLICH, M., IVANKIĆ, Z., KRIEGER, T. & RÖPER, M. (2004): Das Bajocium und Bathonium (Mittel-Jura) bei Greding (Fränkische Alb, Süddeutschland). – Archaeopteryx, **22**: 61–74.

ELMI, S. (1967): Le Lias supérieur et le Jurassique moyen de l'Ardèche. – Documents des Laboratoires de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon, **19** (3): 509–845.

GALÁCZ, A. (1980): Bajocian and Bathonian Ammonites of Gyenespuszta, Bakony Mts., Hungary. – Geologica Hungarica, **39**: 1–227.

GROISS, J. T., HAUNSCHILD, H. & ZEISS, A. (2000): Das Ries und sein Vorland. – Sammlung geologischer Führer, **92**: XII + 271 S.; Berlin und Stuttgart (Gebrüder Borntraeger).

HAHN, W. (1968): Die Oppeliidae BONARELLI und Haploceratidae ZITTEL (Ammonoidea) des Bathoniums (Brauner Jura ε) im südwestdeutschen Jura. – Jahreshefte des Geologischen Landesamtes Baden-Württemberg, **10**: 7–72.

HAHN, W. (1969): Die Perisphinctidae STEINMANN (Ammonoidea) des Bathoniums (Brauner Jura ε) im südwestdeutschen Jura. – Jahreshefte des Geologischen Landesamtes Baden-Württemberg, **11**: 29–86.

HAHN, W. (1970): Die Parkinsoniidae S. BUCKMAN und Morphoceratidae HYATT (Ammonoidea) des Bathoniums (Brauner Jura ε) im südwestdeutschen Jura. – Jahreshefte des Geologischen Landesamtes Baden-Württemberg, **12**: 7–62.

HAHN, W. (1971): Die Tulitidae S. BUCKMAN, Sphaeroceratidae S. BUCKMAN und Clydoniceratidae S. BUCKMAN (Ammonoidea) des Bathoniums (Brauner Jura ε) im südwestdeutschen Jura. – Jahreshefte des Geologischen Landesamtes Baden-Württemberg, **13**: 55–122.

KÖSTLER, L. & SCHAIRER, G. (1996): *Morphoceras* aus dem „Parkinsonien-Oolith" (Mittlerer Jura) von Sengenthal (Opf.). – Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, **36**: 81–85.

KUMM, A. (1952): Das Mesozoikum in Niedersachsen: Der Dogger. – Geologie und Lagerstätten Niedersachsens, **2**: 329–509; Bremen (Dorn).

NICOLESCO, C.-P. (1927): Étude monographique du genre *Parkinsonia*. – Mémoires de la Société Géologique de France, Nouvelle série, **9**: 5–84.

LGRB (2005): Symbolschlüssel Geologie Baden-Württemberg. Verzeichnis Geologischer Einheiten – Aktual. Ausg. Mai 2005. – Internet-Publ.: http://www.lgrb.uni-freiburg.de; Freiburg i. Br. (Regierungspräsidium Feiburg – Landesamt für Geologie, Rohstoffe und Bergbau). – [Bearb.: VILLINGER, E.]

OPPEL, A. (1856–1858): Die Juraformation Englands, Frankreichs und des südwestlichen Deutschlands. 857 S.; Stuttgart (Ebner & Seubert).

QUENSTEDT, F. A. (1849): Petrefactenkunde Deutschlands. I. Cephalopoden (Lieferung 1). 1–104; Tübingen (Fues).

QUENSTEDT, F. A. (1856–1857): Der Jura. 842 S.; Tübingen (Laupp).

QUENSTEDT, F. A. (1886–1887): Die Ammoniten des Schwäbischen Jura. 2. Der Braune Jura. 441–815; Stuttgart (Schweizerbart).

SCHWEIGERT, G. & DIETZE, V. (1998): Revision der dimorphen Ammonitengattungen *Phlycticeras* HYATT – *Oecoptychius* NEUMAYR (Strigoceratidae, Mitteljura). – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B, **269**: 59 S.

SCHWEIGERT, G., DIETL, G. & DIETZE, V. (2002): Erstnachweis der Ammoniten-Gattung *Parkinsonia* BAYLE, 1878 in der Garantiana-Zone (Tetragona-Subzone). – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B, **320**: 15 S.

STURANI, C. (1966): Ammonites and Stratigraphy of the Bathonian in the Digne-Barrême area (South-East France, Dépt. Basses-Alpes). – Bolletino della Società Paleontologica Italiana, **5** (1): 3–57.

VILLINGER, E. & FLECK, W. (1995): Symbolschlüssel Geologie (Teil I) und Bodenkunde in Baden-Württemberg. – Informationen/Geologisches Landesamt Baden-Württemberg, **5**: 67 S.

WESTERMANN, G. E. G. (1967): Jurassique Moyen (Alpes exclusiv). – Lexique Stratigraphique International, Europe, **5f 2**: 197 S.; Paris.

WETZEL, W. (1911): Faunistische und stratigraphische Untersuchung der Parkinsonienschichten des Teutoburger Waldes bei Bielefeld. – Palaeontographica, A, **58**: 139–277.

WETZEL, W. (1937): Studien zur Paläontologie des nordwesteuropäischen Bathonien. – Palaeontographica, A, **87**: 77–157.

WETZEL, W. (1950): Fauna und Stratigraphie der Wuerttembergica-Schichten insbesondere Norddeutschlands. – Palaeontographica, A, **99**: 63–120.

ZEISS, A. (1977): Jurassic stratigraphy of Franconia. – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B, **31**: 32 S.

Anschriften der Autoren:

VOLKER DIETZE, Benzstraße 9, 73469 Riesbürg, Deutschland.
E-Mail: v.dietze@t-online.de
Dr. GERD DIETL, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, 70191 Stuttgart, Deutschland
E-Mail: g.dietl.smns@naturkundemuseum-bw.de

Manuskript erhalten: 9.11.2005, angenommen: 4.3.2006

Tafel 1

Fig. 1. *Parkinsonia* cf. *dorsetensis* (WRIGHT) [M], Phragmokon mit Beginn der Wohnkammer, Schicht P 5, *friedericiaugusti*-Horizont, Bopfingen-Oberer Kreuzheckenweg. SMNS 66099. – Maßstab 10 cm.

Fig. 2. *Parkinsonia friedericiaugusti* WETZEL [m], Schicht P 5, *friedericiaugusti*-Horizont, Bopfingen-Aalener Straße. SMNS 66100. – Natürliche Größe.

Fig. 3. *Lissoceras ferrifex* (ZITTEL) [M], Schicht P 6, *friedericiaugusti*-Horizont, Oberdorf-Jüdischer Friedhof. SMNS 66101. – Natürliche Größe.

× = Beginn der Wohnkammer.

1
2
3

Tafel 2

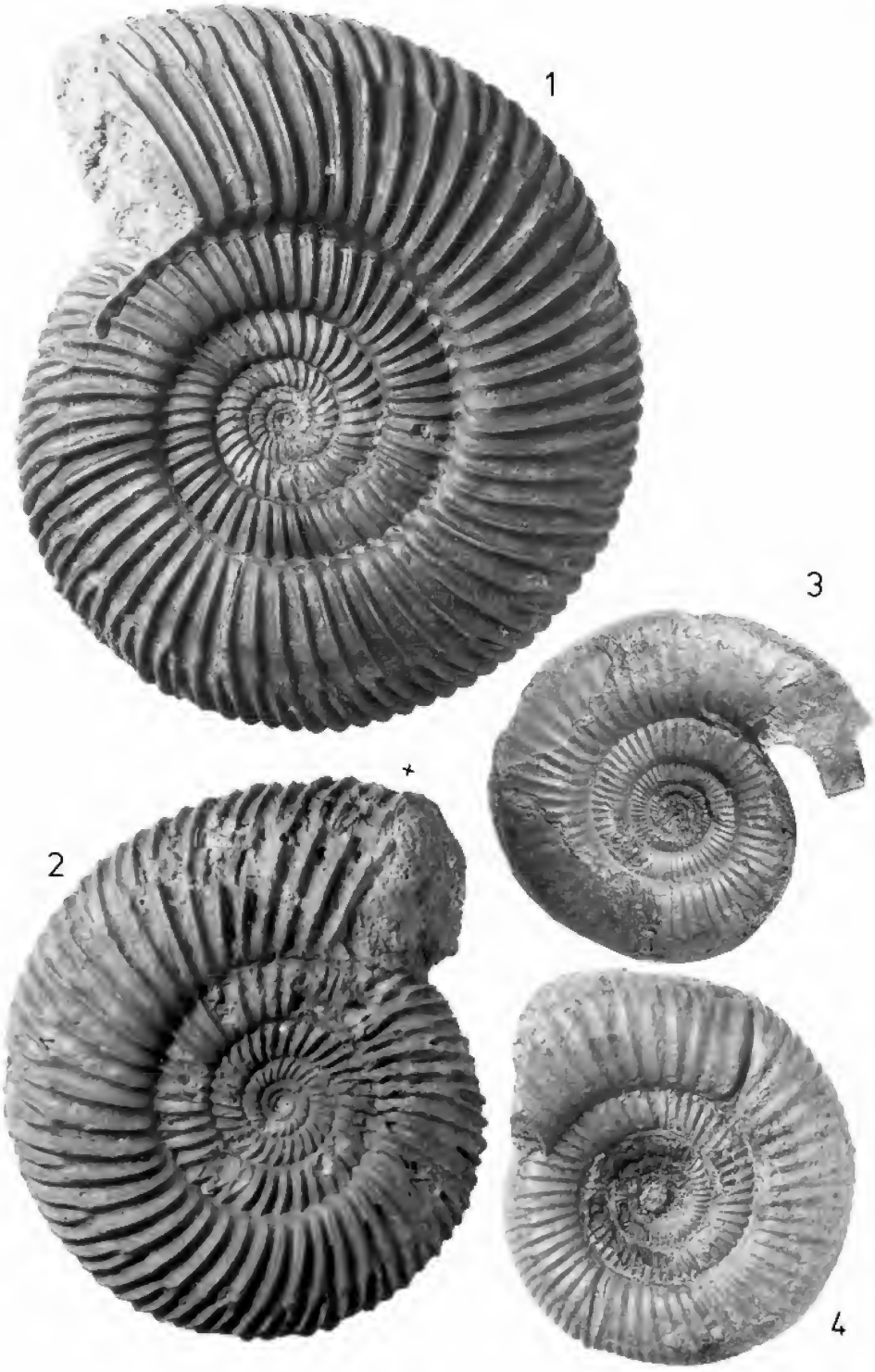
Fig. 1. *Parkinsonia parkinsoni* (SOWERBY) [m], feinberippte Variante mit Teil der Wohnkammer, ca. 60 cm über der Basis des Parkinsonien-Ooliths, sehr wahrscheinlich aus dem *friedericiaugusti*-Horizont, Röttingen. SMNS 66102.

Fig. 2. *Parkinsonia mutabilis* NICOLESCO [m], vollständiger Phragmokon, Schicht P 6, *friedericiaugusti*-Horizont, Oberdorf-Jüdischer Friedhof. SMNS 66103.

Fig. 3. *Cleistosphinctes* sp. [m], komplett mit Teil der Mündungsapophyse, Schicht P 6, *friedericiaugusti*-Horizont, Bopfingen-Galaterweg. SMNS 66104.

Fig. 4. *Vermisphinctes* ex gr. *vermiformis* BUCKMAN [?M], unvollständiger Phragmokon, Schicht P 6, *friedericiaugusti*-Horizont, Oberdorf-Römerstraße. SMNS 60760.

Alle Abbildungen in natürlicher Größe, × = Beginn der Wohnkammer.


1
2
3
4

Tafel 3

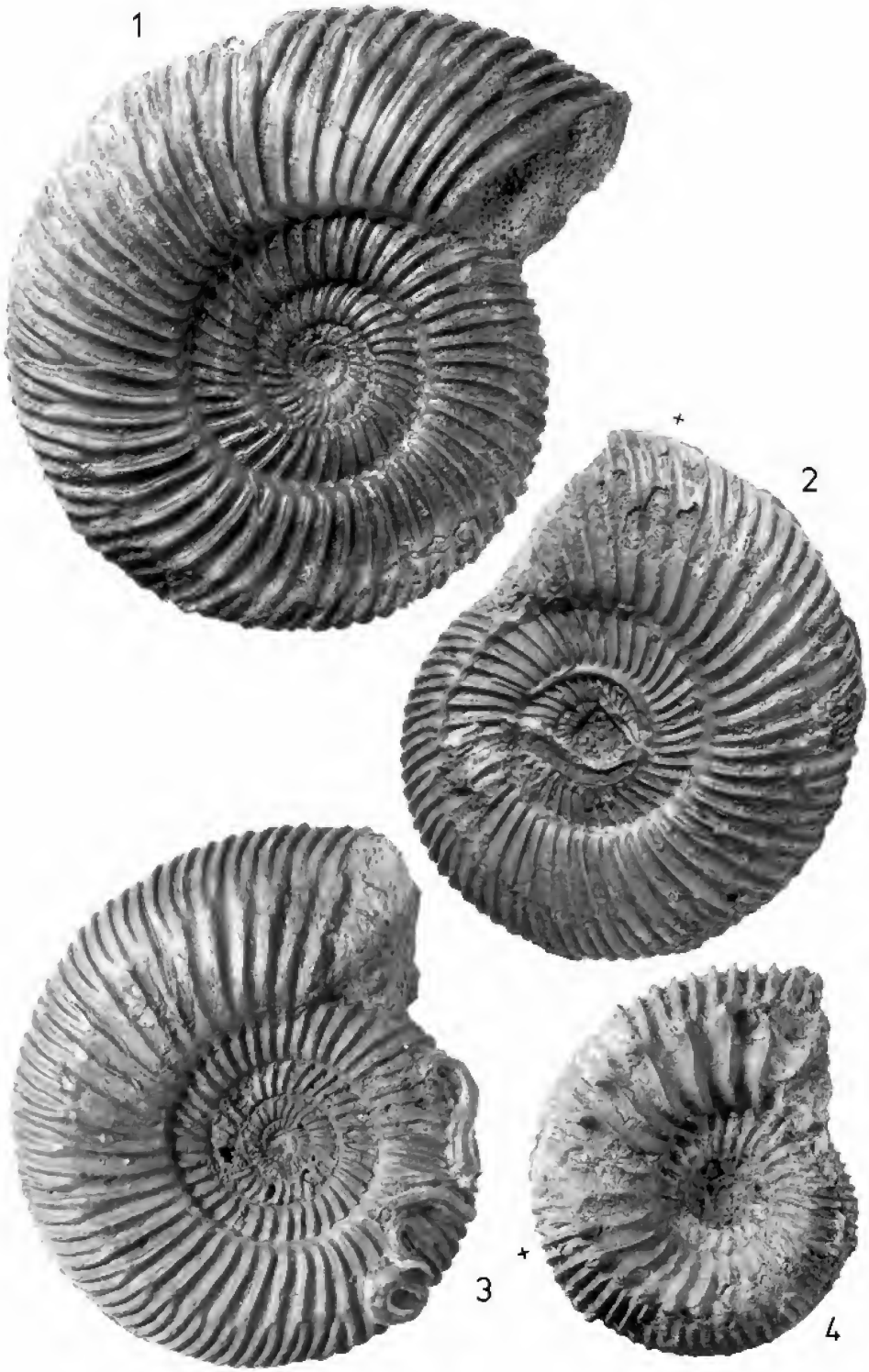
Fig. 1. *Parkinsonia friedericiaugusti* WETZEL [m], Schicht P 6, *friedericiaugusti*-Horizont, Oberdorf-Brandströmweg. SMNS 60770.

Fig. 2. *Parkinsonia friedericiaugusti* WETZEL [m], Schicht P 6, *friedericiaugusti*-Horizont, Oberdorf-Brandströmweg. SMNS 60764.

Fig. 3. *Parkinsonia friedericiaugusti* WETZEL [m], Schicht P 6, *friedericiaugusti*-Horizont, Oberdorf-Jüdischer Friedhof. SMNS 66120.

Fig. 4. *Cadomites (C.) psilacanthus* (WERMBTER) [M], Schicht P 6, *friedericiaugusti*-Horizont, Oberdorf-Vohbühlweg. SMNS 66105 (leg. M. STOLMAR).

Alle Abbildungen in natürlicher Größe, × = Beginn der Wohnkammer.

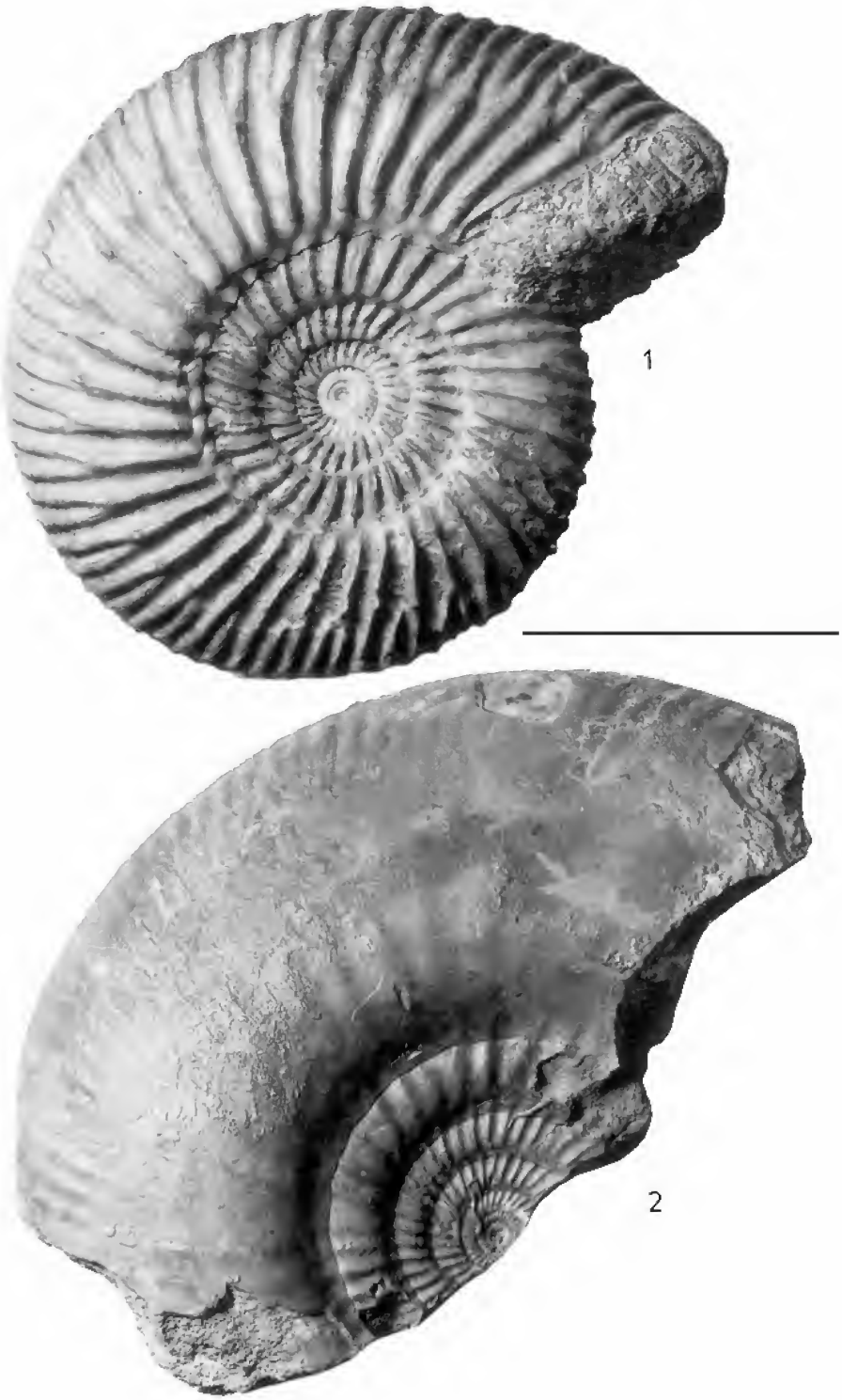

1
2
3
4

Tafel 4

Fig. 1. *Parkinsonia zatwornitzkii* BESNOSOV [m], komplett mit Mündung erhaltenes Schalenexemplar, Schicht P 7ai, *aspidoides*-Horizont, Bopfingen-Aalener Straße. SMNS 66106.

Fig. 2. *Parkinsonia* sp. [M], Fragment des Phragmokons, *aspidoides*-Horizont, Schicht P 7ai, Bopfingen-Aalener Straße. SMNS 66107.

Maßstab 5 cm.

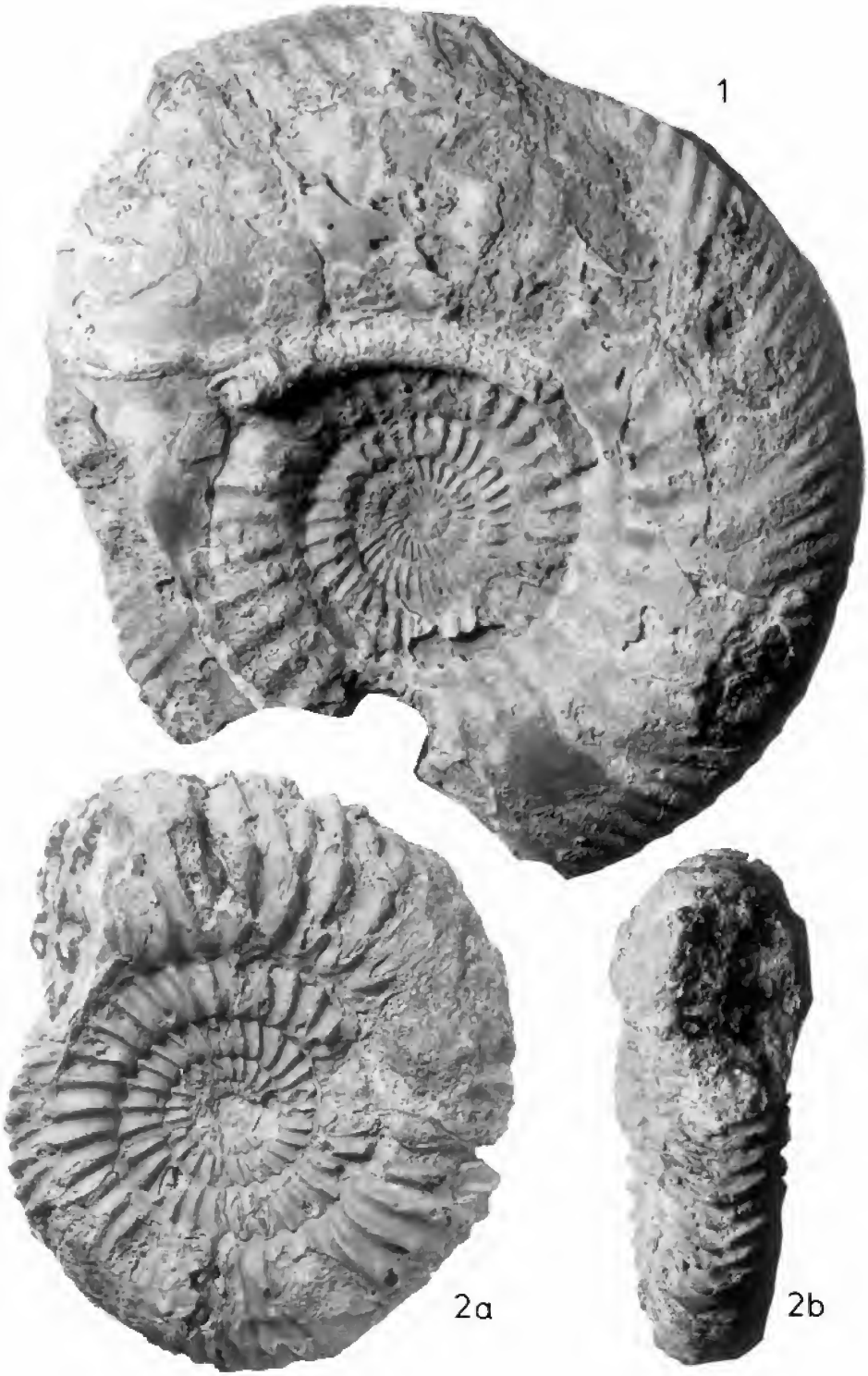

1
2

Tafel 5

Fig. 1. *Parkinsonia bomfordi* ARKELL [M], größtenteils beschalter Steinkern, Schicht P 7ai, *aspidoides*-Horizont, Oberdorf-Jüdischer Friedhof. SMNS 66108.

Fig. 2. *Parkinsonia schloenbachi* (SCHLIPPE) [m], Schalenexemplar, Schicht P 7ai, *aspidoides*-Horizont, Oberdorf-Jüdischer Friedhof. **a:** Lateralansicht, **b:** Ventralansicht. SMNS 66109.

Alle Abbildungen in natürlicher Größe.


1
2a
2b

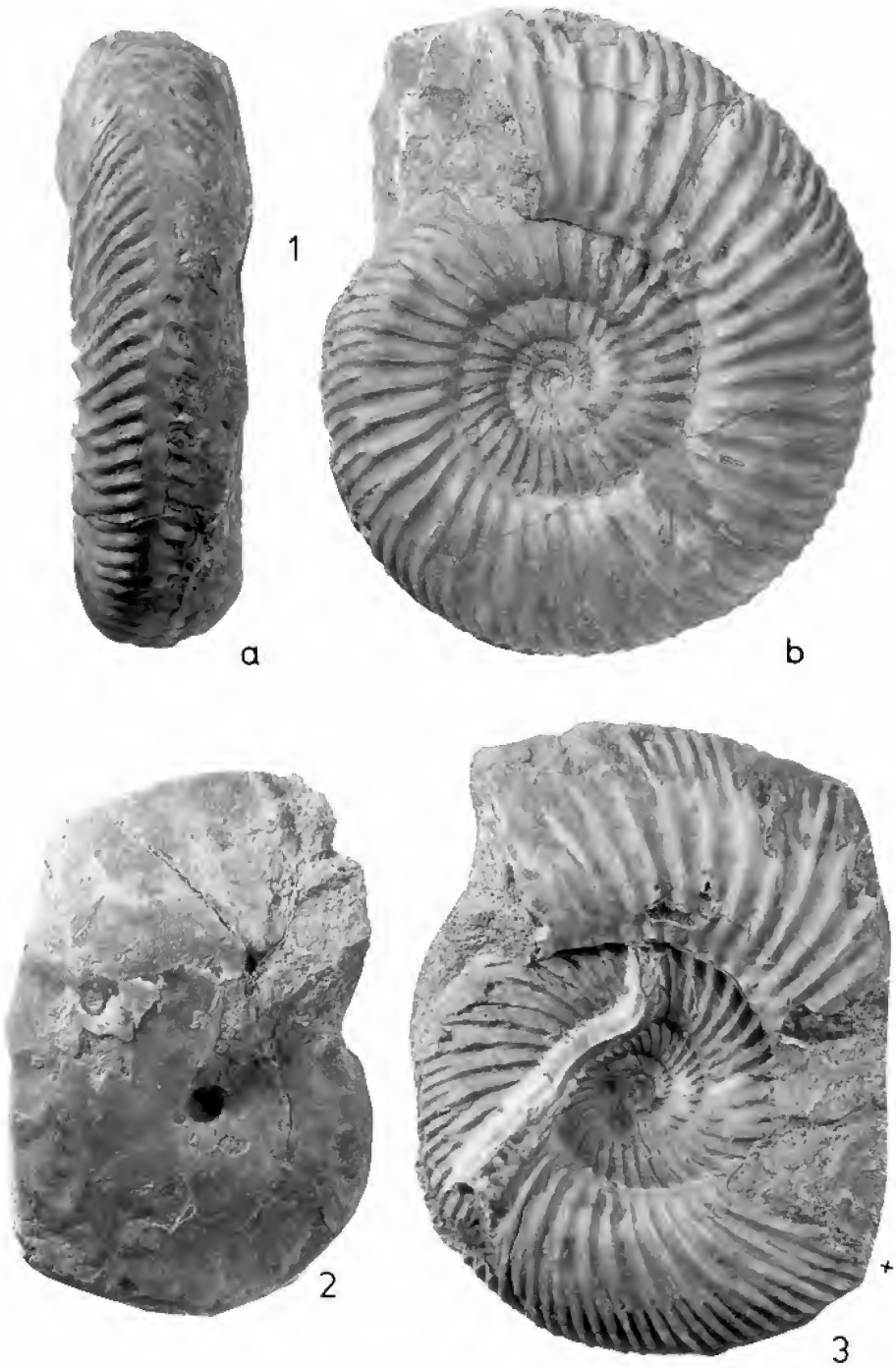
Tafel 6

Fig. 1. *Parkinsonia pseudoparkinsoni* WETZEL [m], Schalenexemplar, Schicht P 7 aii, nach Erhaltung und Matrix dem *aspidoides*-Horizont zuordenbar, Oberdorf-Jüdischer Friedhof. **a:** Ventralansicht, **b:** Lateralansicht. SMNS 66110.

Fig. 2. *Oxycerites aspidoides* (OPPEL) [M], unvollständiger Phragmokon, Schicht P 7ai, *aspidoides*-Horizont, Bopfingen-Galaterweg. SMNS 66111.

Fig. 3. *Parkinsonia* cf. *perplanulata* WETZEL [m], Schalenexemplar mit Teil der Wohnkammer, Schicht P 7ai, *aspidoides*-Horizont, Bopfingen-Aalenerstraße. SMNS 66112.

Alle Abbildungen in natürlicher Größe, × = Beginn der Wohnkammer.


1
a
b
2
3

Tafel 7

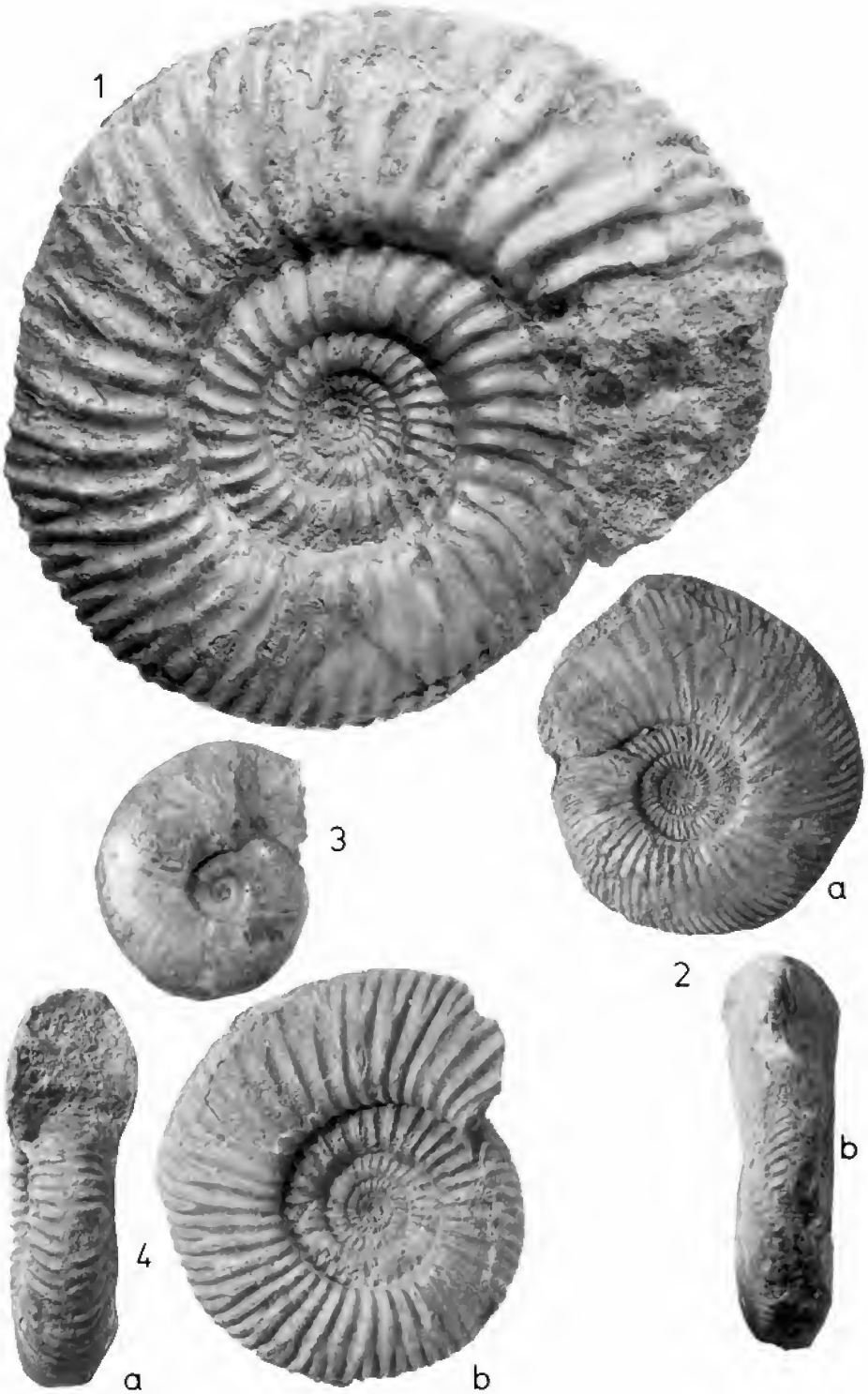
Fig. 1. *Parkinsonia pachypleura* BUCKMAN [m], komplettes Schalenexemplar, Schicht P 7b, *exstinctus*-Horizont, Bopfingen-Galaterweg. SMNS 66113.

Fig. 2. *Oraniceras* n. sp. [aff. *wuerttembergicum* (OPPEL)] [m], unvollständiger Phragmokon, Schicht P 7b, *exstinctus*-Horizont, Bopfingen-Galaterweg. **a:** Lateralansicht, **b:** Ventralansicht. SMNS 66114.

Fig. 3. *Lissoceras psilodiscus* (SCHLOENBACH) [M], Schalenexemplar, Schicht P 7aii, unmittelbar unter Schicht P 7b, dem *exstinctus*-Horizont zuordenbar, Bopfingen-Galaterweg. SMNS 66115.

Fig. 4. *Planisphinctes acurvatus* (WETZEL) [m], mit dem unteren Teil der Mündungsapophyse, Schicht P 7aii, unmittelbar unterhalb Schicht P 7b, dem *exstinctus*-Horizont zuordenbar, Bopfingen-Galaterweg. **a:** Ventralansicht, **b:** Lateralansicht. SMNS 66116.

Alle Abbildungen in natürliche Größe.


1
2
a
b
3
4
a
b

Tafel 8

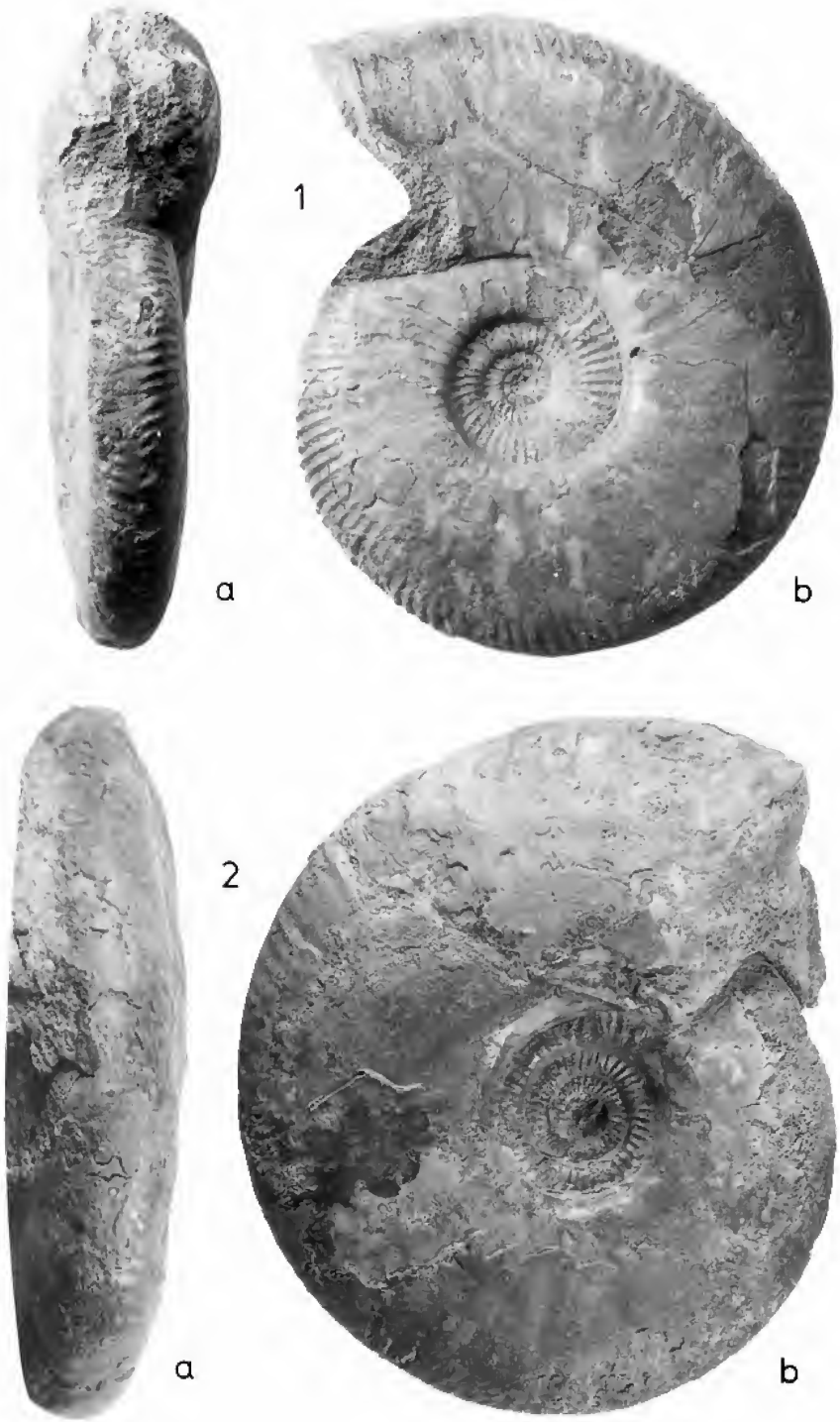
Oraniceras n. sp. [aff. *fretense* (WETZEL)] [M], Schalenexemplar, Schicht P 7b, *exstinctus*-Horizont, Bopfingen-Galaterweg. SMNS 66117. – Natürliche Größe.

Tafel 9

Fig. 1. *Oraniceras* n. sp. [aff. *wuerttembergicum* (OPPEL)] [m], vollständiges Schalenexemplar mit Mundsaum, Schicht P 7b, *exstinctus*-Horizont, Bopfingen-Galaterweg. **a:** Ventralansicht, **b:** Lateralansicht. SMNS 66118.

Fig. 2. *Oraniceras* n. sp. [aff. *fretense* (WETZEL)] [M], unvollständiger Phragmokon, Schicht P 7b, *exstinctus*-Horizont, Bopfingen-Galaterweg. **a:** Ventralansicht, **b:** Lateralansicht. SMNS 66119.

Alle Abbildungen in natürlicher Größe.


1
a
b
2
a
b

Tafel 10

Fig. 1. *Asphinctites (Pseudodimorphinites) pinguis* (DE GROSSOUVRE) [M], nahezu komplettes Schalenexemplar, unhorizontiert, aber nach der Erhaltung und den Fundumständen aus Schicht P 7b, *exstinctus*-Horizont, Bopfingen-Galaterweg. **a:** Lateralansicht, **b:** Ventralansicht. SMNS 66084.

Fig. 2. *Asphinctites (Pseudodimorphinites) replictum* (BUCKMAN) [M], komplett erhaltenes Schalenexemplar, Schicht P 7aii oberster Bereich, 7 cm unter dem Top des Parkinsonien-Ooliths, sehr wahrscheinlich dem *exstinctus*-Horizont zuordenbar, Bopfingen-Galaterweg. **a:** Ventralansicht, **b:** Lateralansicht. SMNS 66085.

Fig. 3. *Morphoceras* aff. *multiforme* ARKELL [M], fragmentarisch erhaltener Phragmokon, Schicht P 7aii oberster Bereich, 9 cm unter dem Top des Parkinsonien-Ooliths, sehr wahrscheinlich dem *exstinctus*-Horizont zuordenbar, Bopfingen-Galaterweg. SMNS 66086.

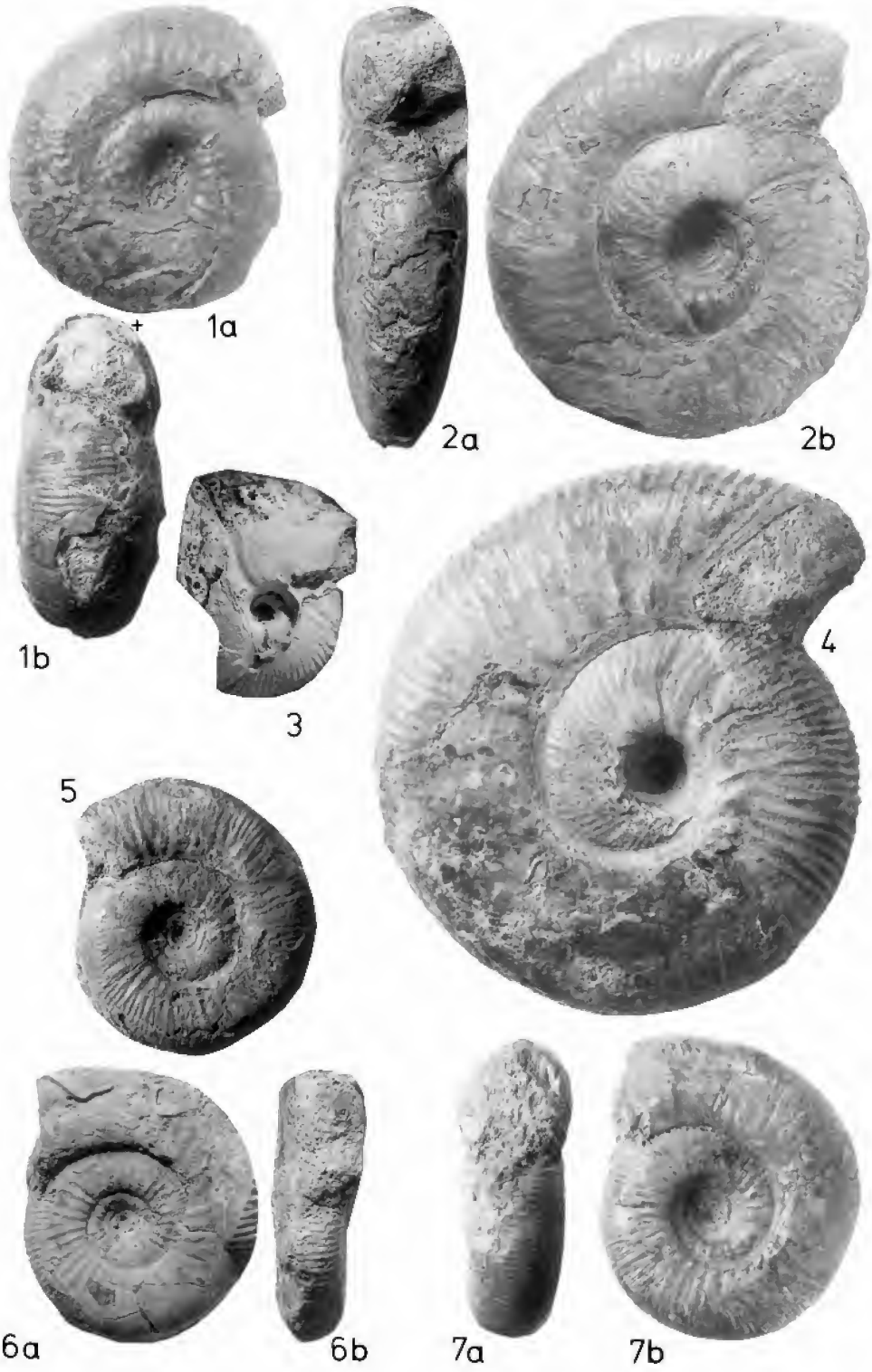
Fig. 4. *Morphoceras patescens* (BUCKMAN) [M], nahezu komplett beschaltes Exemplar mit Mündung, Schicht V 2a, *gyrumbilicum*-Horizont, Bopfingen-Oberdorf. SMNS 66087.

Fig. 5. *Asphinctites* aff. *patrulii* HAHN (n. sp.) [[M], nahezu komplett erhaltenes Schalenexemplar, Schicht V 2 untere Hälfte, Zigzag-Zone, Bopfingen-Aalener Straße. SMNS 66088.

Fig. 6. *Asphinctites* aff. *patrulii* HAHN (n. sp.) [M], nahezu komplett erhaltene Schalenexemplar, Schicht V 2 untere Hälfte, Zigzag-Zone, Bopfingen-Aalener Straße. **a:** Lateralansicht, **b:** Ventralansicht. SMNS 66089.

Fig. 7. *A. patrulii* HAHN [M], nahezu komplett erhaltenes Schalenexemplar, wahrscheinlich aus Schicht V 2, wahrscheinlich Zigzag-Zone, „Ipf". **a:** Ventralansicht, **b:** Lateralansicht. SMNS 28639 (Altfund aus der Sammlung KÖSTLIN).

Alle Abbildungen in natürlicher Größe, × = Beginn der Wohnkammer.


1a
1b
2a
2b
3
4
5
6a
6b
7a
7b

ISSN 0341-0153

Autoren-Richtlinien: http://www.naturkundemuseum-bw.de/stuttgart/schriften
Schriftleitung: Dr. Ronald Böttcher, Rosenstein 1, 70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck, 72072 Tübingen

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 361	15 S., 8 Abb., 2 Taf.	Stuttgart, 20. 12. 2006

Occurrence of skeletal remains of Channids (Teleostean Fishes) in the Ottnangian (Lower Miocene) of Langenau, near Ulm (Württemberg, Germany)

Jean Gaudant

Abstract

During the construction of the A7 highway, in 1976, a new fossiliferous locality was found in the Lower Miocene (Ottnangian) in the surroundings of Langenau. Many of the fish remains from this locality belong to the family Channidae, which is represented by two species. From the shape of the opercula, at least one of these species differs from that represented by the articulated skeleton formerly described in the coeval locality of Illerkirchberg. The occurrence at Langenau of some bones of an undetermined Acanthopterygian which is also known in the Upper Miocene of Sahabi, Libya, is interpreted as suggesting a possible African origin for the Lower and Middle Miocene Channids of South-West Germany.
Keywords: Channidae, anatomy, biogeography, Lower Miocene (MN4b), Upper Freshwater Molasse, Brackish Water Molasse, Kirchberg-Schichten.

Zusammenfassung

Während des Baus der Bundesautobahn A7 wurde 1976 bei Langenau eine neue Fossillagerstätte des Untermiozäns (Ottnangium) entdeckt. Viele Fischreste dieser Fundstelle gehören zur Familie Channidae, die mit zwei Arten vertreten ist. Durch die Form des Operculums unterscheidet sich zumindest eine der beiden Arten von der bereits beschriebenen, durch ein Skelett repräsentierten Art von einer gleichalten Fundstelle bei Illerkirchberg. Die ebenfalls in Langenau gefundenen Knochen eines unbestimmten Acanthopterygiers, der auch aus dem Obermiozän von Sahabi in Libyen bekannt ist, lassen eine mögliche afrikanische Herkunft der unter- und mittelmiozänen Channiden Südwestdeutschlands vermuten.

Résumé

Un nouveau gisement fossilifère a été découvert en 1976 aux environs de Langenau, lors de la construction de l'autoroute A7. Parmi les débris de poissons trouvés dans ce gisement, un grand nombre provient de Channidae dont deux espèces différentes ont été distinguées. Comme le montre la forme des opercules, au moins l'une d'elles diffère de celle représentée par le squelette articulé décrit précédemment dans le gisement contemporain d'Illerkirchberg. La présence à Langenau de quelques os d'un Acanthoptérygien indéterminé, qui est également connu dans le Miocène supérieur de Sahabi, en Libye, est interprétée comme suggérant une possible origine africaine des Channidae du Miocène inférieur et moyen du sud-ouest de l'Allemagne.

1. Introduction

Channids are a specialized family of freshwater Acanthopterygians presently exhibiting a fragmented distribution in intertropical Africa and South-East Asia (from the Indian peninsula and the Indonesian archipelago to the North of China). Consequently, it was not expected that this family would be represented in the European fossil record. However, STINTON (1978) was the first to record the occurrence of fossil Channids in the European Tertiary when he assigned two otoliths from the Upper Eocene of his localities 3 and 33[1], in southern England, to the genus *Channa* SCOPOLI (nec BLOCH) as *C. antiqua* STINTON. Later, NOLF (1985) referred to the same genus two further fossil species, both founded on otoliths: *Otol.* (Cyprinodontidarum?) *ellipticus* VON SALIS, from the Upper Freshwater Molasse (Obere Süßwassermolasse) of Switzerland (VON SALIS 1967), and *Ot.* (inc. sed.) *rzehaki* BRZOBOHATÝ, from the Eggenburgian of Ivančice near Brno, Czech Republic (BRZOBOHATÝ 1969). REICHENBACHER (1988) subsequently recognised the occurrence of rare *Channa* otoliths in the upper part of the "Kirchberg-Schichten" of the Brackish Water Molasse ("Brackwassermolasse") and at the base of the Upper Freshwater Molasse ("Obere Süßwassermolasse"). She described them as *Channa rzehaki* (BRZOBOHATÝ). In the same paper, she reinterpreted the specimens described by MARTINI (1983) from Langenau as "*Morone moravica* WEILER", demonstrating that they are true channid otoliths.

Five years later, REICHENBACHER (1993) attributed the same specimens to *Channa elliptica* (VON SALIS), a species that she identified in four additional localities (Karpatian to Upper Badenian in age) from the Upper Freshwater Molasse of Switzerland.

The occurrence of bony remains of *Channa elliptica* (VON SALIS) was also reported by BÖHME (1999) from the Upper Freshwater Molasse of Sandelzhausen near Mainburg (Bavaria).

Finally, the first articulated channid skeleton was described from the "Kirchberg-Schichten" at Illerkirchberg (GAUDANT & REICHENBACHER 1998) (Fig. 1). Historically, this was not the first European find, however, as one of the two hitherto neglected fish skeletons found by FILHOL at Sansan is that of a Channid (GAUDANT 2000).

Three years ago, skeletal remains and otoliths of two species of channid fishes were described from two new Middle Miocene outcrops of the Upper Freshwater Molasse ("Obere Süßwassermolasse") (SACH et al. 2003). This confirms that the Western Paratethys was, during the Lower and Middle Miocene, an important area for the European channid fishes.

Vertebrate fossils were discovered during the construction of the A7 highway between Ulm and Würzburg, 2 km SW of Langenau and about 12 km NE of Ulm (HEIZMANN et al. 1980). This prompted the Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart to organize emergency excavations in 1976, concentrated in the foundations of the bridge which was to be built for the road uniting Langenau to a small village called Göttingen (Fig. 1). This locality is known as Langenau 1.

---

[1] These localities are respectively: 3 = Hordle Cliff, Hampshire; 33 = Colwell Bay, West of the Isle of Wight (STINTON 1975).

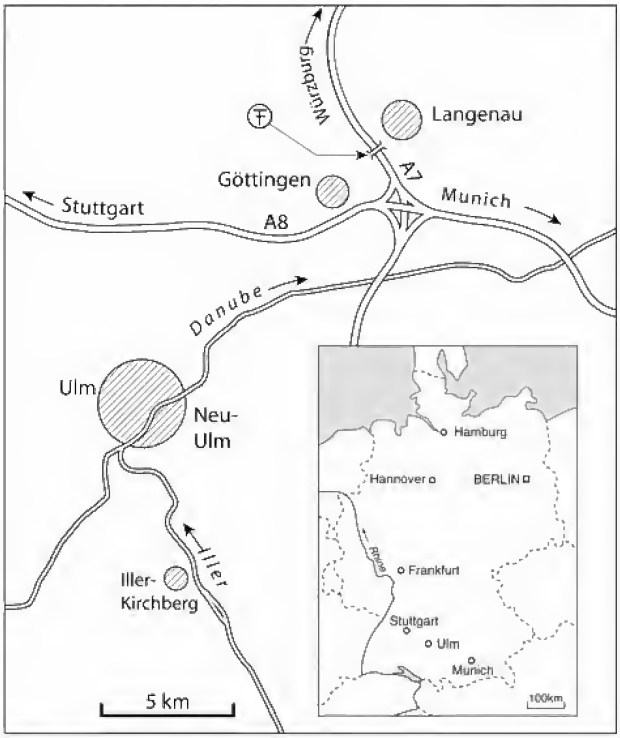


Fig. 1. Map showing the location of the fossiliferous locality of Langenau 1 excavated in 1976, during the construction of the A7 highway between Ulm and Würzburg.

It should be noted that all the studied material is held in the Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart (SMNS).

Acknowledgements

I wish to acknowledge Dr. R. Böttcher who kindly informed me that Channid skeletal remains had been collected at Langenau by the staff of the Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart. I greatly appreciated his hospitality during my visit to the Museum, which made my research work much easier. Thanks are also due to the reviewers, Prof. Dr. B. Reichenbacher (Munich) and Dr. L. Taverne (Brussels) for their useful remarks, and especially to Dr. C. Duffin (Sutton) who significantly improved the English of the original version of this paper.

As usual, the illustrations were prepared by Mr. J. Dyon, using photographies made by Mr. D. Serrette and electrophotographies by Mrs. S. Laroche (all Paris).

2. Short account of the geology at Langenau 1

At Langenau 1 it was possible to recognize, in descending order, three superposed strata (Böttcher 1987):

3. The "upper fossiliferous layer" ("Obere Fundstelle") corresponds to a yellowish to greyish marl with intercalated gravel layers. This proved to be the least productive level.

2. The "black layer" ("schwarze Schicht"), up to 2 m thick, is made of a dark blueish to black, partly pyritized clay channelling into the subjacent layer. It is rich in vertebrate remains, including the channid skeletal material described in the present paper. It has also yielded some complete, rather poorly preserved articulated skeletons of *Clupeonella humilis* (VON MEYER) (MARTINI 1983).

1. The "yellow layer" ("gelbe Schicht") consists of a yellow to brownish fossiliferous sandy marl, of unknown thickness. The fish remains collected from this layer include cephalic bones and vertebrae of undetermined Acanthopterygians. This layer has also produced several lachrymals of Mugilids (SMNS 87838, 87841, 87842) and some more or less complete preopercula of Moronids (SMNS 87835 and 87836).

The fossiliferous strata excavated at Langenau 1 belong to the Lower Miocene and more precisely to the MN4b mammal-zone (HEIZMANN et al. 1980, SACH & HEIZMANN 2001). They were deposited in a river coming from the north and flowing into the brackish sea of the "Kirchberg-Schichten" (BÖTTCHER 1987).

3. Anatomical description of the channid skeletal remains

The channid skeletal material from Langenau 1 includes mostly isolated cephalic bones, vertebrae and teeth[1], although one skull roof and a rather poorly preserved caudal fin, both found in the "black layer" ("schwarze Schicht"), are also present.

Skull roof: The skull roof (SMNS 80245; Figs. 2–3) is somewhat incomplete as the anterior third of the frontals is missing and has only left an imprecise print in the sediment. The upper surface of the frontals (Fr), which is rather smooth, is feebly ornamented with fine ridges radiating from a centre situated behind the orbital region. Lateral to the frontals are the sphenotics (Sph) and, behind them, the rather elongated and narrow pterotics (Ptot). The parietals (Pa), the lengths of which are approximately one third that of the frontals, are more or less trapezoidal. Their postero-lateral region exhibits a longitudinal depression for the articulation of the supratemporal. The two parietals are separated by the supraoccipital (Socc), the sharpened anterior part of which is inserted between the hind parts of the frontals. Posteriorly, the skull roof is delimited by the epiotics (Epot), the posterior edges of which are gently curved.

Frontal: A right frontal (SMNS 59266; Pl. 1, Fig. 1) has a maximum width which is less than half its length. Its anterior region is narrower than the remaining part of the bone which is crossed longitudinally by the supraorbital canal which runs toward the parietal. Near the centre of the bone, the supraorbital canal produces a short postero-lateral branch which opens distally by a rather large pore.

Premaxillary: The anterior part of a left premaxillary (SMNS 53874/1; Pl. 1, Figs. 2–3) exhibits the proximal part of the ascending process, the somewhat rounded articular process for the maxillary and the widened oral process which is covered by many bases of small villiform teeth.

---

[1] The robust arch-shaped teeth found at Langenau 1 both in the "black layer" and in the "yellow layer" were referred by MARTINI (1983) to the Sciaenid *Atractoscion* sp. because six otoliths of *Atractoscion* GILL have been identified by him in the "yellow layer". However, it is not impossible that these teeth belong to a Channid.

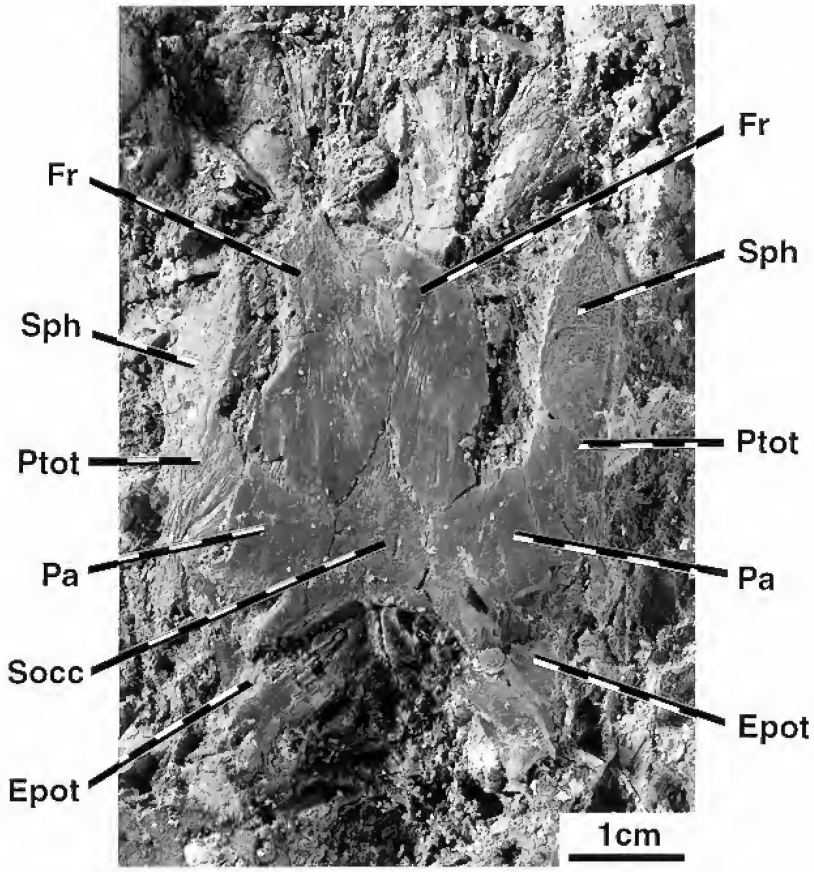


Fig. 2. Channidae indet. sp.; skull roof found in the "black layer" at Langenau 1; SMNS 80245. Epot: epiotic; Fr: frontal; Pa: parietal; Ptot: pterotic; Socc: supraoccipital; Sph: sphenotic.

Maxillary: A left maxillary (SMNS 53868/1; Pl. 1, Fig. 4), the posterior part of which is missing, is feebly arch shaped. It has a subcircular transverse section. Its articular process is made of a convex prominent roll articulating with the articular process of the premaxillary. It is produced anteriorly into an elongated vertical lamina.

Dentary: The anterior part of a right dentary (SMNS 53874/2; Pl. 1, Fig. 5) shows that several pores of the mandibular canal open laterally near the symphysis which is abruptly cut. Additionally, an accessory pore is present near the oral process at a short distance from the symphysis. The oral process itself (Pl. 1, Fig. 6) is enlarged in the symphyseal region where it is covered by many bases of small villiform teeth. Posteriorly, its width decreases. Two tooth sockets and the bases of two large teeth are present on its lingual side, whereas the bases of small villiform teeth are present on its labial side.

Angulo-articular: A right angulo-articular (SMNS 53862/1; Pl. 1, Fig. 7) exhibits a lateral surface which is ornamented with thin longitudinal ridges. It is anteriorly indented for articulation with a posterior process of the dentary. The articular

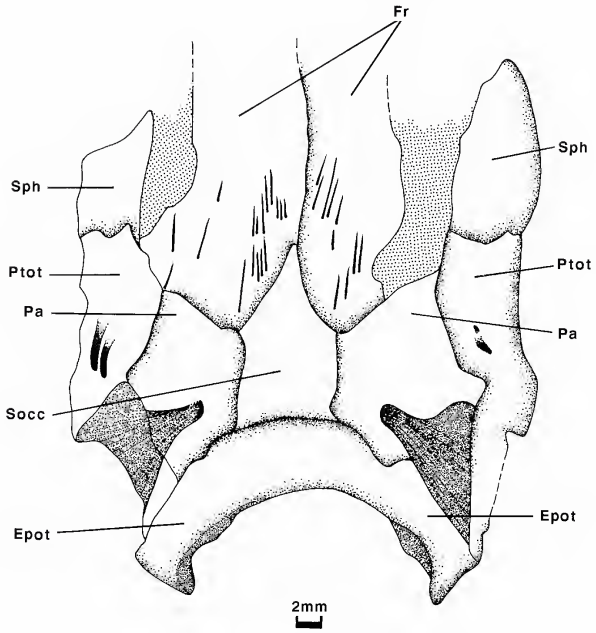


Fig. 3. Channidae indet. sp.; interpretative drawing of Fig. 2. Abbreviations cf. Fig. 2.

socket for the articulation of the quadratum is situated in the upper third of the bone, just in front of which a rather large elongated pore of the mandibular canal is located. The inner surface of the bone (Pl. 1, Fig. 8) is strengthened by a rod-like thickening which widens backwards and is slightly projected under the articular socket. A second angulo-articular (SMNS 53862/2) has a truncated postero-ventral angle which accommodated a triangular dermarticular.

Quadratum: A triangular-shaped right quadratum (SMNS 53879/3; Pl. 1, Fig. 9) exhibits a robust articular process. The posterior part of the bone is rather deeply indented for the articulation of the symplectic.

Ceratohyal: A left ceratohyal (SMNS 53879/2; Pl. 1, Fig. 10) is made of two components which are tightly connected by a zigzag suture. The proximal ceratohyal (epihyal), the ventral part of which is slightly broken, bears a rounded prominent process proximally for articulation with the interhyal. Only the widened proximal part of the distal ceratohyal is preserved.

Interoperculum: SMNS 59265 is a more or less triangular shaped right interoperculum (Pl. 2, Fig. 1), the postero-dorsal angle of which is hollowed. Its height is approximately 2/3 of its length.

Operculum: A left operculum (SMNS 80247; Pl. 2, Fig. 2), triangular in shape, is characterized by its width which equals 1.3 times the maximum height. A second operculum (SMNS 80243) is also obviously wider than high.

Basioccipital: SMNS 53870/1 is the posterior part of a basioccipital. Its ventral surface (Pl. 2, Fig. 5) exhibits an axial region which is ornamented with a series of longitudinal ridges, and two lateral moderately expanded wings bearing a fine, more or less transverse ornamentation. In lateral view, a deep oval shaped depression is present in the posterior part of the bone (Pl. 2, Fig. 6). Posteriorly, the bone exhibits

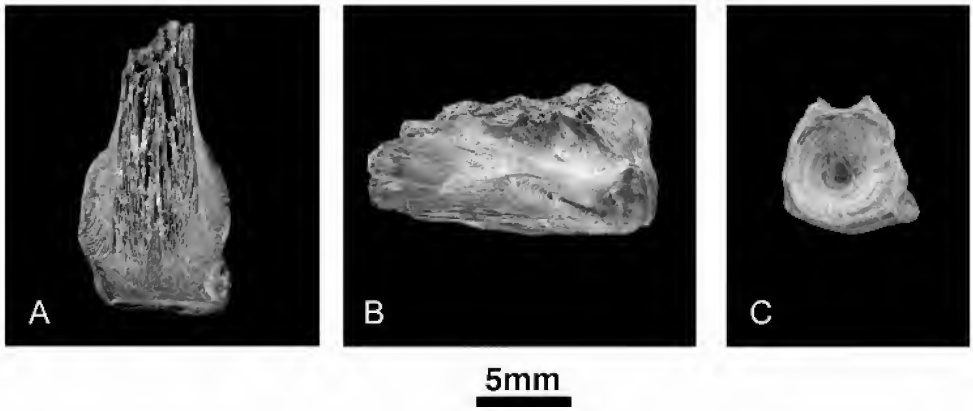


Fig. 4. Channidae indet. sp. 2; basioccipital found in the "black layer" at Langenau 1; SMNS 53870/2. **A:** ventral view; **B:** left lateral view; **C:** posterior view.

a concave surface to which the two latero-ventral wings give a more or less triangular general outline (Pl. 2, Fig. 7).

It should be noted that, although the basioccipitals found in the "black layer" most frequently conform to the morphology described above, a second type has also been found in the same layer. As shown by SMNS 53870/2, this is characterized in ventral view by more reduced lateral wings (Fig. 4A), such that the maximum width of the bone is not significantly larger than the width of its posterior face (Fig. 4C). It should be noted that the reduced size of the lateral wings of this specimen obviously exceeds the variability observed among all the other basioccipitals found in the "black layer" of Langenau 1. Consequently, we consider that this basioccipital is indicative of the presence of a second Channid species in this locality, a situation which is similar to that already noted in the Middle Miocene of Wannenwaldtobel 2 (SACH et al. 2002).

Pharyngeal bones: Several fragments of pharyngeal bones are also present in the material. SMNS 80605 (Pl. 2, Fig. 4) is an incomplete left lower pharyngeal bone. Some small blunt grinding teeth are still present in the central region of the specimen, and the whole surface of the bone is covered with a great number of sockets of small teeth. Their size increases toward the posterior edge of the bone along which are larger flattened sockets.

Vertebrae: Several vertebrae have been observed in the material. One of these (SMNS 53886/1) is an anterior (possibly the second) abdominal vertebra. In lateral view (Pl. 2, Fig. 8), the centrum shows a deep large depression laterally. It is surmounted by a robust neurapophysis which, laterally, is slightly flattened. A prominent epiprezygapophysis is present in front of its base. The anterior (Pl. 2, Fig. 9) and posterior (Pl. 2, Fig. 10) faces of the centrum are oval-shaped, the width of the centrum being approximately 1.5 times its height. Ventrally, the centrum bears two lateral facets for the articulation of the pleural ribs.

Scales: As shown by SMNS 87833 (Pl. 2, Fig. 3), the scales have their surface ornamented with concentric oval-shaped circuli.

Caudal fin: A poorly preserved caudal fin is present on specimen SMNS 80246 (Fig. 5). Although several postabdominal vertebrae have left their cast in the sedi-

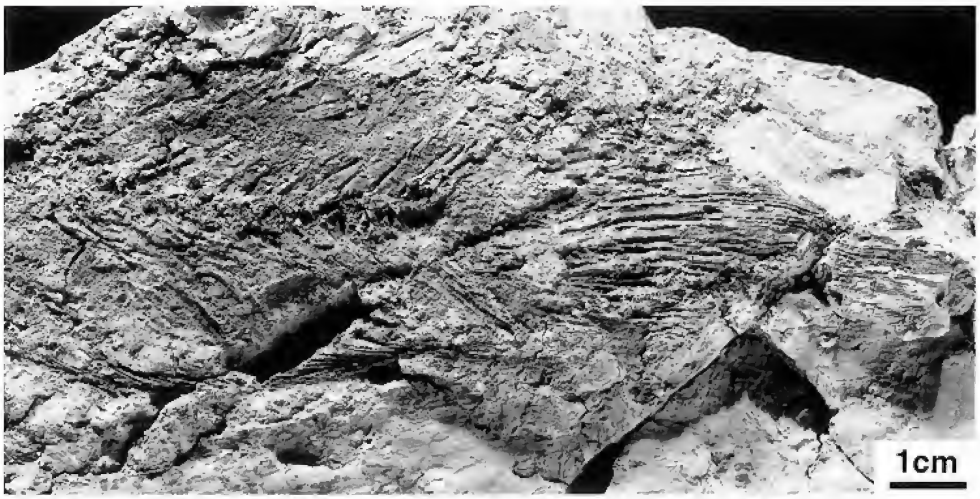


Fig. 5. Channidae indet. sp.; articulated caudal region found in the "black layer" at Langenau 1; SMNS 80246.

ment, the caudal axial skeleton is not preserved. There are about six rays in the upper half of the caudal fin. The base of the last ray of the dorsal fin is inserted very near the base of the first dorsal marginal ray of the caudal fin, so that the length of the postdorsal diastem is only approximately half the height of the caudal pedicle.

4. Conclusion

The examination of the skeletal fish remains collected from the "black layer" at Langenau 1 has shown that channid remains dominate the fauna at this level. It

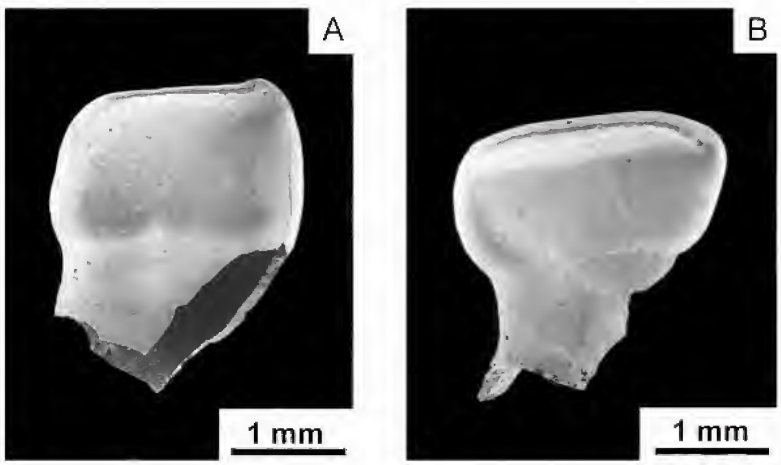


Fig. 6. *Palaeocarassius* sp.; isolated pharyngeal teeth found in the "black layer" at Langenau 1. **A:** SMNS 53863/2; **B:** 53863/1.

should be noted, however, that articulated skeletons of *Clupeonella humilis* (VON MEYER) have also been collected from the same level which has also yielded pharyngeal teeth of the Cyprinid genera *Palaeocarassius* OBRHELOVÁ (Fig. 6) and possibly *Rutilus* RAFINESQUE, and also at least two more or less complete lachrymals of a Mugilid (SMNS 87839 and 87840).

According to MARTINI (1983), the situation is quite different amongst the otoliths; only three otoliths of Channids (wrongly determined as "*Morone moravica* WEILER") have been collected in the "black layer", as compared with 22 sagittae belonging to the genus *Dapalis* GISTEL, 2 of Gobiids and 9 lapilli of Cyprinids.

Although their conditions of preservation are quite different (isolated bones vs. articulated skeletons) we can try to determine whether or not the Channids from Langenau – or at least one of their two suspected species – belong to the species already identified at Illerkirchberg by GAUDANT & REICHENBACHER (1998). For that, the only available argument is the shape of the operculum. We have already noted that the two opercula found in the "black layer" at Langenau are characterized by their width which obviously exceeds their height. By contrast, the operculum of the articulated skeleton found at Illerkirchberg has a height which is larger than its width (Fig. 7). Consequently, the opercula found at Langenau cannot belong to the Channid species already known at Illerkirchberg.

Another comparison should be made between the isolated bones of Channids found at Langenau and in two slightly younger localities of Württemberg: Edelbeuren-Maurerkopf (MN5 mammal-zone) and Wannenwaldtobel 2 (transition MN5/6 mammal-zones). As already noted by SACH et al. (2003), the most frequent type of basioccipital found at Langenau is similar to the basioccipitals from Edelbeuren-Maurerkopf and Wannenwaldtobel 2, figured respectively by SACH et al. (2003, pl. 1, figs. 8–10 and pl. 2, figs. 10–12). For this reason, we suspect that the same species of Channid has been surviving in SW Germany from the Ottnangian to the

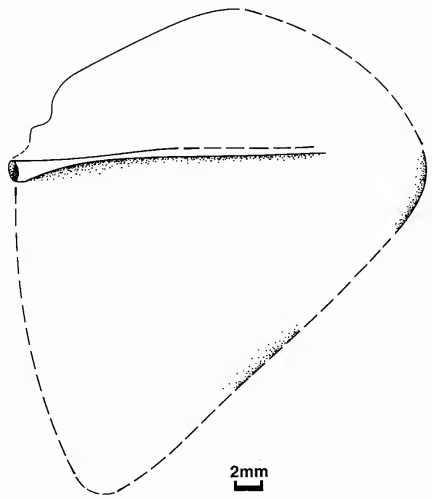


Fig. 7. Channidae indet. sp.; operculum of the articulated skeleton found in the "Kirchberg-Schichten" at Illerkirchberg; original kept in the Heimatmuseum, Neu-Ulm.

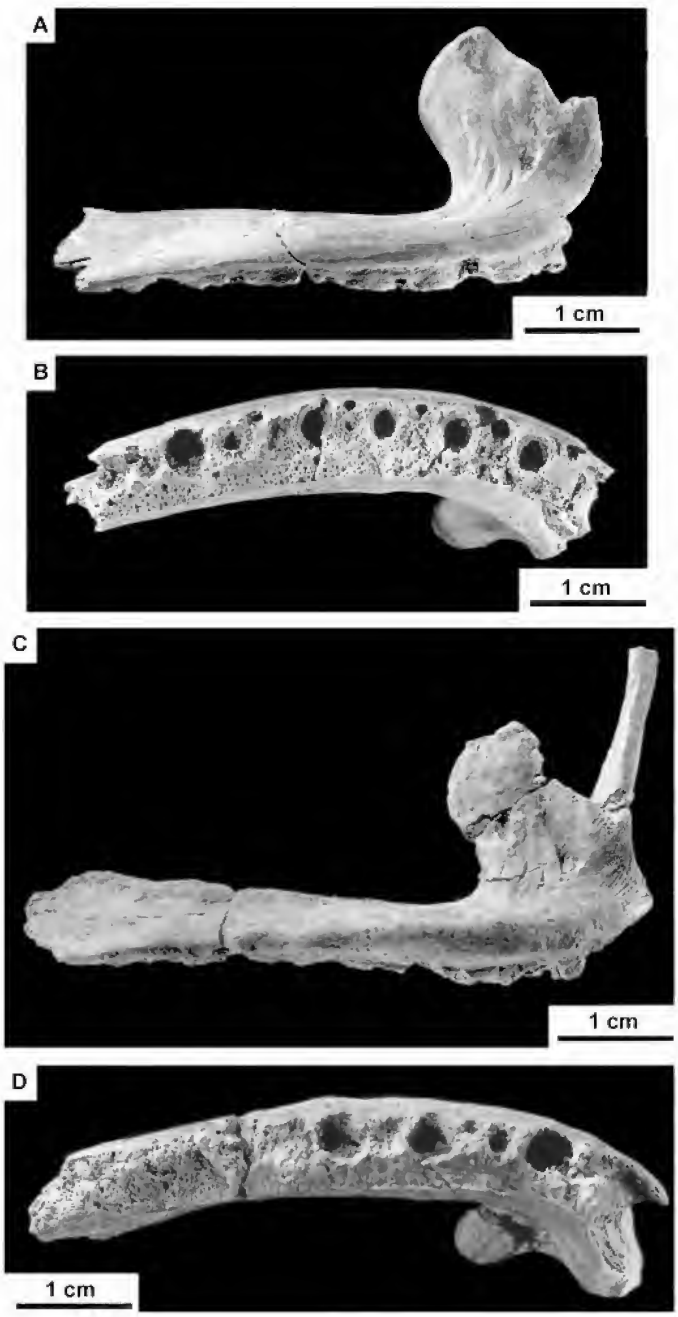


Fig. 8. Undetermined Acanthopterygian; premaxillaries found in the "yellow layer" at Langenau 1. **A–B:** SMNS 53926; **A:** lateral view; **B:** oral view. **C–D:** SMNS 53843/1; **C:** lateral view; **D:** oral view.

Badenian. We already know that Channids survived into the Upper Badenian in Switzerland (REICHENBACHER 1993, GAUDANT 2003).

As the distribution area of the family Channidae is presently disjointed, two hypotheses are plausible concerning their possible origin, which may be either Asiatic or African. The first hypothesis is suggested by the occurrence of the oldest known Channid (*Eochanna chorlakkiensis* ROE) in the Lower Eocene (Ypresian) of Pakistan (PATTERSON 1993). Additionally, the fact that channid skeletal remains have been described by SYTCHEVSKAYA (1989) in the Lower and Middle Miocene of the Zaissan depression (Eastern Kazakhstan) might be indicative of an Asiatic origin for these fishes. However, concerning the biogeographical significance of the channid remains from Langenau 1 it is interesting to take into consideration the fact that the "yellow layer" ("gelbe Schicht"), underlying the "black layer" at Langenau 1, has yielded some bones of an undetermined Acanthopterygian. Amongst these are two premaxillaries (Fig. 8) which exhibit a striking similarity to a specimen found in the Upper Miocene of Sahabi, Libya (GAUDANT 1987, figs. 4C, D). This fact may be interpreted as suggesting a possible African origin for the Miocene Channids of SW Germany, as it confirms the information furnished by the occurrence of the African Characiform genus *Alestes* MÜLLER & TROSCHEL, together with channid remains, in the Middle Miocene of Sansan (Gers, France) (GAUDANT 2000).

5. References

BÖHME, M. (1999): Die miozäne Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen. 16. Fisch- und Herpetofauna – Erste Ergebnisse. – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen, **214**/3: 487–495.

BÖTTCHER, R. (1987): Neue Funde von *Andrias scheuchzeri* (Cryptobranchidae, Amphibia) aus der süddeutschen Molasse (Miozän). – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B, **131**: 38 pp.

BRZOBOHATÝ, R. (1969): Die Fischfauna des südmährischen Untermiozäns. – Folia Facultatis Scientiarum Naturalium Universitatis Purkynianae Brunensis, **10**, Geologia, **17**: 1–49.

GAUDANT, J. (1987): A preliminary Report on the Osteichthyan Fish-Fauna from the Upper Neogene of Sahabi, Libya. – In: BOAZ, N. T., EL-ARNAUTI, A., GAZIRI, A. W., HEINZELIN, J. DE & BOAZ, D. D. (eds.): Neogene Paleontology and Geology of Sahabi: 91–99; New York (Alan R. Liss).

GAUDANT, J. (2000): L'ichthyofaune de Sansan: signification paléoécologique et paléobiogéographique. – In: GINSBURG, L. (ed.): La faune miocène de Sansan et son environnement. – Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, **183**: 155–175.

GAUDANT, J. (2003): Sur quelques restes squelettiques de Channidae (Poissons téléostéens) du Miocène moyen du Locle (Canton de Neuchâtel, Suisse). – Bulletin de la Société neuchâteloise des sciences naturelles, **126**/1: 115–119.

GAUDANT, J. & REICHENBACHER, B. (1998): Première découverte d'un squelette de Channidae (Poisson téléostéen) dans le Miocène inférieur d'Illerkirchberg, près d'Ulm (Wurtemberg, Allemagne). – Paläontologische Zeitschrift, **72**: 383–388.

HEIZMANN, E. P. J., GINSBURG, L. & BULOT, C. (1980): *Prosansanosmilus peregrinus*, ein neuer machairodontider Felide aus dem Miozän Deutschlands und Frankreichs. – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B, **58**: 27 pp.

MARTINI, E. (1983): Die Fischfauna von Langenau bei Ulm (Unter-Miozän, Ottnang-Stufe). – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B, **91**: 25 pp.

NOLF, D. (1985): Otolithi piscium. – In: SCHULTZE, H.-P. (ed.): Handbook of Paleoichthyology, **10**: 145 pp; Stuttgart, New York (Gustav Fischer).

PATTERSON, C. (1993): Osteichthyes: Teleostei. – In: BENTON, M. J. (ed.): The Fossil Record, **2**: 621–656; London (Chapman & Hall).

REICHENBACHER, B. (1988): Die Fischfauna der Kirchberger Schichten (Unter-Miozän) an der Typuslokalität Illerkirchberg bei Ulm. – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B, **139**: 53 pp.

REICHENBACHER, B. (1993): Mikrofaunen, Paläogeographie und Biostratigraphie der miozänen Brack- und Süßwassermolasse in der westlichen Paratethys unter besonderer Berücksichtigung der Fisch-Otolithen. – Senckenbergiana lethaea, **73**/2: 277–374.

SACH, V., GAUDANT, J., REICHENBACHER, B. & BÖHME, M. (2003): Die Fischfaunen der Fundstellen Edelbeuren-Maurerkopf und Wannenwaldtobel 2 (Miozän, Obere Süßwassermolasse, SW-Deutschland). – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B, **334**: 25 pp.

SACH, V. & HEIZMANN, E. P. J. (2001): Stratigraphie und Säugetierfaunen der Brackwassermolasse in der Umgebung von Ulm (Südwestdeutschland). – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B, **310**: 95 pp.

SALIS, K. VON (1967): Geologische und sedimentologische Untersuchungen in Molasse und Quartär südöstlich Wolhusen (Entlebuch, Kt. Luzern). – Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Luzern, **21**: 1–106.

STINTON, F. C. (1975): Fish otoliths from the English Eocene. Part 1. – Palaeontographical Society Monographs, **129**, no. 544: 1–56.

STINTON, F. C. (1978): Fish otoliths from the English Eocene. Part 3. – Palaeontographical Society Monographs, **132**, no. 555: 127–189.

SYTCHEVSKAYA, E. K. (1989): Neogene freshwater fish fauna of Mongolia. – The joint Soviet-Mongolian Paleontological Expedition, Transactions, **39**: 144 pp.

Address of the author:

Dr. JEAN GAUDANT, 17 rue du Docteur Magnan, 75013 Paris, France (UMR 5143 du C.N.R.S.).
E-mail: jean.gaudant@orange.fr

Manuscript received: 19.4.2006, accepted: 14.9.2006.

Plate 1

Channidae indet. sp.
All the material figured in Plate 1 was collected from the "black layer" at Langenau 1.

Fig. 1. Right frontal, upper view; SMNS 59266.

Figs. 2–3. Left premaxillary; SMNS 53874/1; **Fig. 2:** labial view; **Fig. 3:** oral view.

Fig. 4. Left maxillary, lateral view; SMNS 53868/1.

Figs. 5–6. Right dentary; SMNS 53874/2; **Fig. 5:** labial view; **Fig. 6:** oral view.

Figs. 7–8. Right angulo-articular; SMNS 53862/1; **Fig. 7:** labial view; **Fig. 8:** lingual view.

Fig. 9. Right quadratum, lateral view; SMNS 53879/3.

Fig. 10. Left ceratohyal, lateral view; SMNS 53879/2.

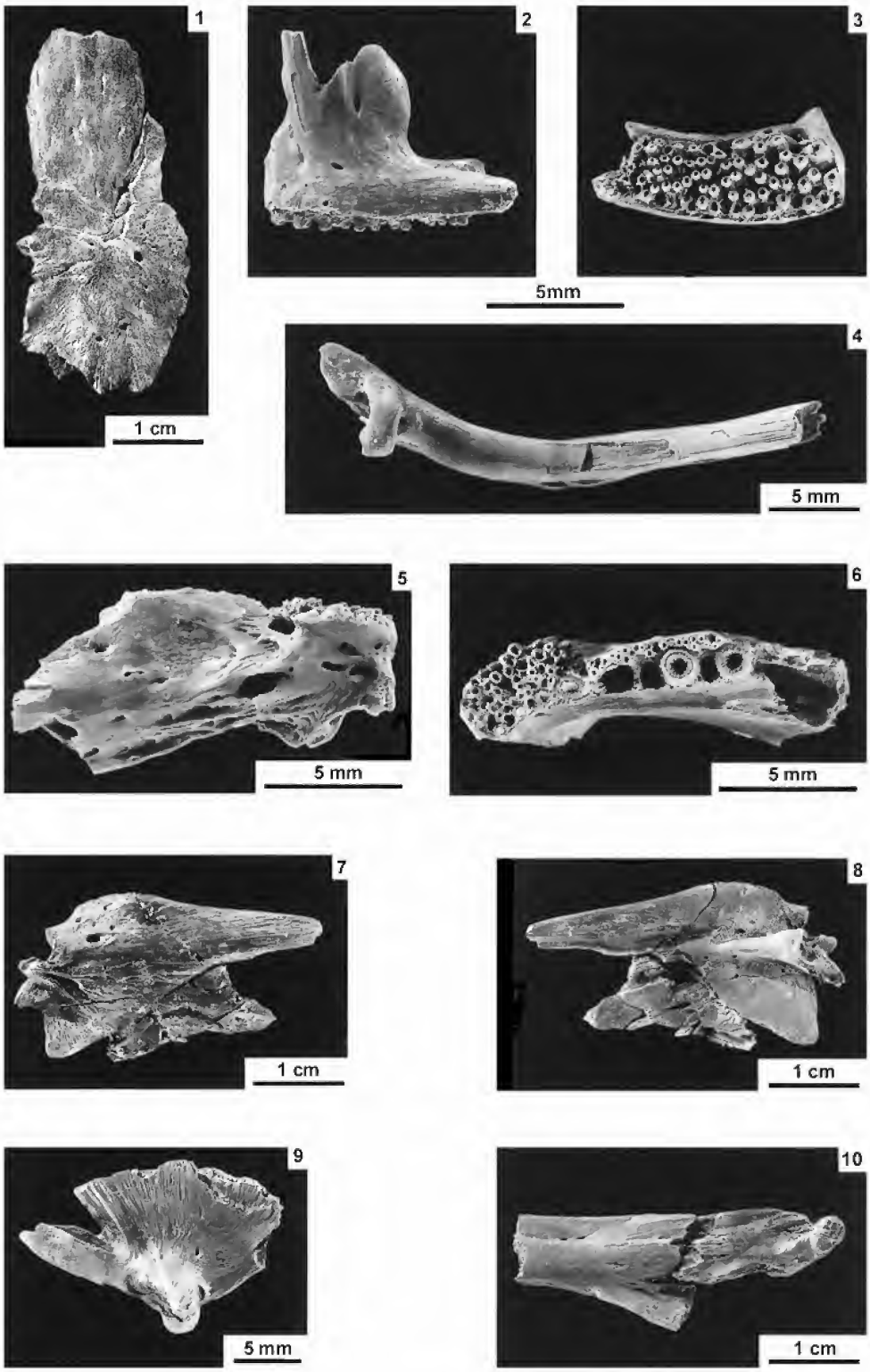

1
1 cm
2
3
5mm
4
5 mm
5
5 mm
6
5 mm
7
1 cm
8
1 cm
9
5 mm
10
1 cm

Plate 2

Channidae indet. sp.
All the material figured in Plate 2 was collected from the "black layer" at Langenau 1.

Fig. 1. Right interoperculum, lateral view; SMNS 59265.

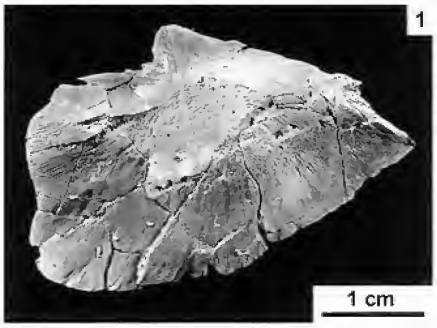
Fig. 2. Left operculum, lateral view; SMNS 80247.

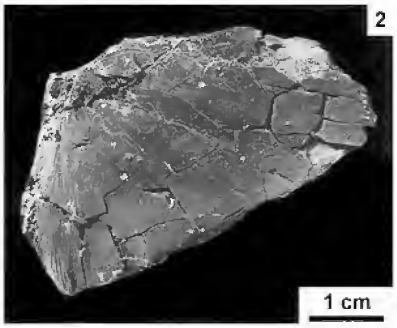
Fig. 3. Incomplete scale, external surface; SMNS 87833.

Fig. 4. Left lower pharyngeal bone, upper surface; SMNS 80605.

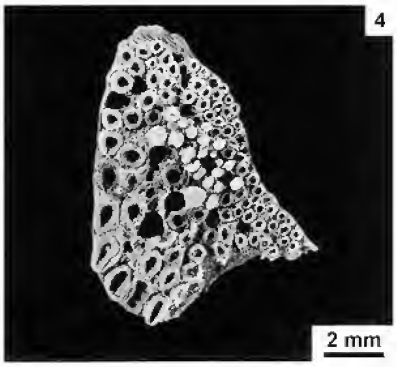
Fig. 5–7. Channidae indet. sp. 1, basioccipital; SMNS 53870/1; **Fig. 5:** ventral view; **Fig. 6:** left lateral view; **Fig. 7:** posterior view.

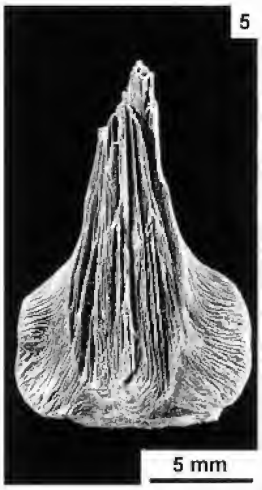
Fig. 8–10. Abdominal vertebra; SMNS 53886/1; **Fig. 8:** left lateral view; **Fig. 9:** anterior view; **Fig. 10:** posterior view.

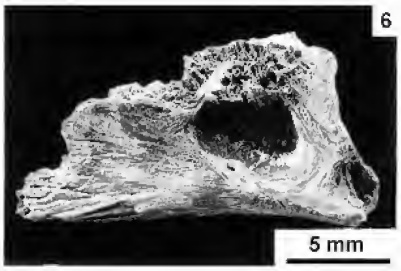

1
1 cm

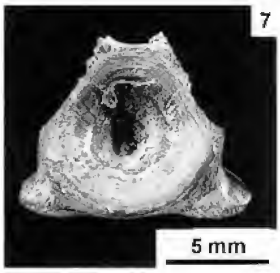

2
1 cm

3
2 mm


4
2 mm


5
5 mm


6
5 mm


7
5 mm

8
1 cm

9
1 cm

10
1 cm

ISSN 0341-0153

Autoren-Richtlinien: http://www.naturkundemuseum-bw.de/stuttgart/schriften
Schriftleitung: Dr. Ronald Böttcher, Rosenstein 1, 70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck, 72072 Tübingen

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 362	17 S., 3 Abb., 3 Taf.	Stuttgart, 28. 12. 2006

Two new species of *Palaega* (Isopoda: Cymothoida: Cirolanidae) from the Upper Jurassic of the Swabian Alb, South Germany

Hermann Polz, Günter Schweigert & Michael W. Maisch

Abstract

Based on new finds, two new cirolanid isopod species are described: *Palaega willmandingensis* n. sp. from the Lower Kimmeridgian of Sonnenbühl-Willmandingen, and *Palaega nusplingensis* n. sp. from the Upper Kimmeridgian Nusplingen Lithographic Limestone. Systematic assignments are essentially based on generic features of their pleotelsons. Whereas the specimens from the Lower Kimmeridgian are exuviae, the specimen from Nusplingen was attached to a teuthoid squid and probably had a parasitic mode of life.
Keywords: Isopoda, *Palaega willmandingensis* n. sp., *Palaega nusplingensis* n. sp., Kimmeridgian, Lacunosamergel Formation, Nusplingen Lithographic Limestone.

Zusammenfassung

Aus dem Oberen Jura der Schwäbischen Alb werden zwei neue Asselarten beschrieben: *Palaega willmandingensis* n. sp. aus dem Unter-Kimmeridgium von Sonnenbühl-Willmandingen und *Palaega nusplingensis* n. sp. aus dem Ober-Kimmeridgium des Nusplinger Plattenkalks. Charakteristische Gattungsmerkmale am Pleotelson ermöglichen die systematische Zuordnung. Die Stücke aus dem Unter-Kimmeridgium sind Häutungshemden, wogegen das Exemplar aus Nusplingen auf einem Tintenfisch saß und vermutlich eine parasitische Lebensweise hatte.

1. Introduction

The famous Upper Jurassic Solnhofen Lithographic Limestones in Franconia have yielded numerous fossils which are otherwise almost unknown from the fossil record (e.g. Leich 1968; Barthel 1978; Barthel et al. 1990; Frickhinger 1994, 1999). Intensive quarrying and collection of fossils for more than 200 years have brought to light many different groups of marine animals from these beds. Among marine arthropods, isopods occur occasionally in these limestones. They were described, analyzed and commented on in papers by Münster (1840, 1842), v. Meyer (1854), Oppel (1862), Kunth (1870), v. Ammon (1882), and Reiff (1936). Van

STRAELEN (1928, 1931) gave brief overviews of Mesozoic and Cainozoic genera and species known up to that time. Most of the material on which these descriptions are based is rather poorly preserved, and some of the old types can no longer be traced in the appropriate collections. More recently, several new genera and species of isopods were described from the Tithonian of Solnhofen and Schernfeld near Eichstätt (POLZ 1998, 2003, 2004; BRANDT et al. 1999), as well as from the Upper Kimmeridgian plattenkalk of Brunn in Eastern Bavaria (POLZ 2005). The present contribution adds two more species of isopods from the Upper Jurassic of Swabia.

Acknowledgements

We are kindly indebted to the volunteers BURKHART RUSS (Nusplingen) and ROLF HUGGER (Albstadt-Onstmettingen) who assisted in the excavations at the Nusplingen fossil site and especially in the recovery of one of the described isopods. Dr. HELMUT MAYR and Dr. MARTIN NOSE (Munich) are thanked for providing access to old type material from the Solnhofen Lithographic Limestones and information on the relevant literature. PER JEISECKE (Tübingen) and Dr. ANDREAS MATZKE (Washington) are heartily thanked for donating specimens of *Palaega willmandingensis* to the SMNS. HENRIK STÖHR (then Tübingen, now Berlin) assisted in the preparation of the *P. willmandingensis* specimens. Sincere thanks are due to Prof. Dr. ANGELIKA BRANDT (Hamburg) and Dr. HELMUT SCHMALFUSS (Stuttgart), who critically reviewed the manuscript, and to Dr. J. A. CRAME (Cambridge), who kindly reviewed the English.

2. Material

Intensive excavation and collecting by the Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart (SMNS) during the past thirteen years has yielded many excellent fossils from the Upper Jurassic Nusplingen Lithographic Limestone in the southwestern part of the Swabian Alb (Fig. 1; DIETL & SCHWEIGERT 1999, 2001, 2004). One surprising find was the first record of a marine isopod from this Fossillagerstätte in 2004 (DIETL et al. 2005). Previously, the only isopods from the Swabian Jurassic were recorded from the Upper Pliensbachian (REIFF 1936). Further finds of well-preserved exuviae from the Upper Jurassic of the Swabian Alb include another marine isopod species from Sonnenbühl-Willmandingen (Fig. 1), the first species to be described in this study.

Unfortunately fossil isopods are often poorly preserved, and the appendages, which are very important for isopod classification (WÄGELE 1989; BRANDT & POORE 2003), are often missing. However, this first species is an example of the classificatory importance of certain key parts, such as the pleotelson or moults.

The studied specimens were carefully prepared mechanically. All specimens are housed in the collection of the SMNS.

3. Stratigraphic settings and ages

The three isopods described below from the Lower Kimmeridgian of Sonnenbühl-Willmandingen were collected from the uppermost part of the marly Lacunosamergel Formation (see SCHICK 2004). The stratigraphical section exposed in the Willmandingen quarry was described in detail by ZIEGLER (1959: 54f.). The isopods all occur in a single layer of rather unstratified, dark grey marl with little

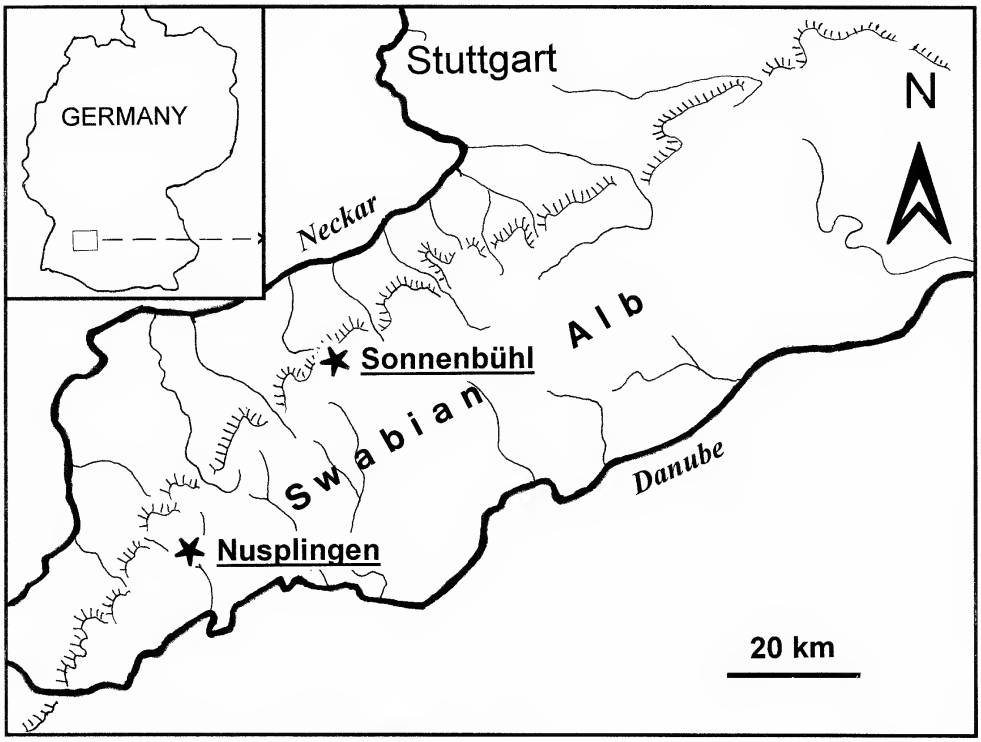


Fig. 1. Provenance of the studied isopods in the Upper Jurassic of SW Germany.

bioturbation and high pyrite content. Other fossils occurring in the beds include prosopid crabs, gastropods, bivalves, irregular echinoids, and ammonites (Maisch & Jeisecke 2006). Diagnostic ammonite taxa include: *Sutneria cyclodorsata* (Moesch, 1867), *Creniceras dentatum* (Reinecke, 1818), *Streblites levipictus* (Fontannes, 1872), *Nebrodites agrigentinus* (Gemmellaro, 1872), and *N. hospes* (Neumayr, 1873). Furthermore, the genera *Crussoliceras*, *Garnierisphinctes*, *Amoeboceras*, and *Taramelliceras* are present, occurring in close association with the former fossil isopods. Taken together, these various taxa indicate the (late) Divisum Zone of the Early Kimmeridgian.

The second isopod species comes from the Nusplingen Lithographic Limestone. This is a sequence of bituminous laminated limestones and intercalated turbidites that is interpreted to have been deposited in a shallow, lagoonal environment (Dietl et al. 1998). Most of the spectacular fossils known from this locality come from the laminated lithofacies, as indeed does this isopod. Other marine arthropods from the same beds include numerous genera and species of shrimps and prawns, and one species of a stomatopod (Dietl & Schweigert 1999, 2001, 2004). According to the associated ammonite fauna, the Nusplingen Lithographic Limestone Formation is slightly older than the "classical" Solnhofen Lithographic Limestones of Franconia, and has a Late Kimmeridgian age (Schweigert 1998).

4. Systematic palaeontology

Order Isopoda LATREILLE, 1817
Suborder Cymothoida WÄGELE, 1989
Family Cirolanidae DANA, 1852
Genus *Palaega* WOODWARD, 1870

Remarks. – Concerning the possible precedence of *Bathynomus* A. MILNE EDWARDS, 1879 over *Palaega* WOODWARD, 1870, the International Commission on Zoological Nomenclature made a decision in 1992 that the generic name *Palaega* WOODWARD, 1870 should be placed on the Official List of Generic Names in Zoology (International Commission of Zoological Nomenclature 1992). However, the precise assignment of this genus is still the subject of discussion by a number of authors. Because of its poor preservation, there are only incomplete "descriptions" of *Palaega* and no formal diagnoses have ever been made. HESSLER (1969: R380) pointed out this problem in designating *Palaega* as a "form genus", i.e. a group of species with similar but incomplete morphology. He indicated the possibility of establishing two groups, depending on the position of the eyes and to what extent the cephalon is enclosed by the first pereonite. BOWMAN (1971: 540) also considered *Palaega* as an assemblage group within the "Flabellifera". According to WÄGELE (1989: 19), the position of *Palaega* within the Cymothoida is unclear, as neither mouthparts nor pereopods are generally available. However, WILSON (1998: 283) supported the opinion that in isopods either the cephalothorax or the pleotelson exhibits sufficient features for species determination. WOODWARD (1870) had only the posterior part of *Palaega carteri* WOODWARD, 1870 – the type species of *Palaega* – from the fifth pereonite onwards at his disposal. He defined the following characters (1870: 496): "A line divides the thoracic segments transversely into two parts, the anterior being smooth ..., the posterior being finely punctuate and wrinkled; ... the epimeral pieces are pointed and curved backwards; ... the telson is semicircular in outline, somewhat broader than long, and has a slightly raised keel or ridge passing down its centre and terminating posteriorly in a small spine; the posterior margin is dentated; the lateral margin is ornamented along the border with a series of raised plicae." VON AMMON (1882: 515f.) confirmed the diagnosis of WOODWARD, supplementing two features: slender uropods with a smooth margin and a considerable size. VAN STRAELEN (1928: 18f.) emphasised the considerable size, an elongate body, the pleon scarcely shorter than the pereion, well developed eyes if existing, the epimeres of the pereion showing a ridge and terminating in a posteriorly directed tip, the pleotelson nearly as long as the pleomeres, divided by a median keel, and with a rounded and dentated posterior margin.

Subsequent to these early diagnoses several authors referred finds to *Palaega* which do not show the characteristic features of the pleotelson attributed to the type species sensu stricto (a median ridge, plicae along the lateral borders and the dentate posterior margin). FELDMANN & GOOLAERTS (2005) for example listed 27 species, but doubted whether a number of them might be attributed to the genus sensu stricto.

Type species: *Palaega carteri* WOODWARD, 1870
Included species: See FELDMANN & GOOLAERTS 2005: 1031.

Palaega willmandingensis n. sp.

Fig. 2, Pls. 1–2

2006 *Palaega* n. sp. – MAISCH & JEISECKE, p. 275, fig. 15 on p. 276.

Holotype: Specimen illustrated in Pl. 1, Figs. 1–7 and Pl. 2, Figs. 4–5, 7, SMNS no. 65508a, b.

Paratypes: Specimen SMNS no. 65509a, b illustrated in Pl. 2, Figs. 1–3, 6, and specimen SMNS no. 65510a, b.

Etymology: Name derived from the type locality.

Type locality: HEINZ quarry near Sonnenbühl-Willmandingen, western part of Swabian Alb, Baden-Württemberg, SW Germany (Fig. 1).

Type horizon: Lacunosamergel Formation, Drackenstein Member, Obere Progeronienbänke following the scheme of SCHICK (2004) (Early Kimmeridgian, Divisum Zone). Stratigraphic section shown in ZIEGLER (1959: 54f. – type horizon lies within his "Weißjura γ6").

Material: 3 specimens – SMNS nos. 65508a, b, 65509a, b, 65510a, b.

Diagnosis. – Tergites with transversal mid line, laterally curving backwards; width of five free pleonites tapering posteriorly, pleura posteriorly pointed; pleotelson subtrapezoid with medial keel on posterior half, 17 teeth on posterior margin, middle tooth longest, small plicae on lateral margins.

Description. – Medium sized cirolanid; pereonites 5–7 (in SMNS 65510a, b: 4–7), pleonites 1–5, and pleotelson preserved; specimens SMNS 65508 and 65509 show posterior part of exuviae (resulting from biphasic moulting) (Pl. 1, Fig. 1; Pl. 2, Fig. 1); pereonite 5 of holotype and paratype no. 65509 both 11 mm wide, pereonites 5 and 6 slightly anteriorly concave, pereonite 7 nearly straight; faint transversal line laterally curving backwards, dividing pereonites into two parts (Pl. 1, Fig. 2), posterior part slightly overlapped by the anterior one (Pl. 2, Fig. 4); coxal plates not visible, except in pereonite 6 of paratype 65509, either a coxal plate or a premorse part of the tergite (Pl. 2, Fig. 2); epicuticle of pereonites, pleonites and pleotelson with micro-ornamentation consisting of an extremely fine squamiform pattern (as is found in living arthropods) covering the whole surface, only irregularly interrupted by tiny foveae of about 0.05 mm diameter (Pl. 2, Figs. 5, 7); lengths of pleonites 1–5 in paratype 65509a (mm): 1.25, 0.88, 0.80, 0.80, 0.87; posterior margin of pleonites 1 and 2 slightly convex (Pl. 2, Fig. 3); pleura of pleonites 1–4 with acute tips curved posteriorly, pleura of pleonite 5 not visible (Pl. 1, Fig. 7); pleotelson subtrapezoid, length about 75% of width, posterior margin bordered by 16 small teeth and one larger tooth forming the end of a well-defined medial keel, which extends over the posterior half of the pleotelson (Pl. 2, Fig. 6); lateral margins with 15 plicae each (Pl. 1, Fig. 3); uropods, if preserved, nearly completely covered by the pleotelson; in the holotype left uropodal endopod uncovered by removing part of the pleotelson (Pl. 1, Figs. 1, 5); endopod 2.1 mm wide, paddle-like with truncate tip, exopod shorter, lanceolate, both with smooth margin (Pl. 1, Figs. 4–5).

Comparisons. – The only species within the genus showing nearly the same character combinations of the pleotelson as *Palaega willmandingensis* n. sp. is *P. carteri* WOODWARD, 1870. It differs, however, in having a subelongate semicircular pleotelson and a median keel extending over the whole pleotelson. The remaining species of the genus differ in at least one or more features.

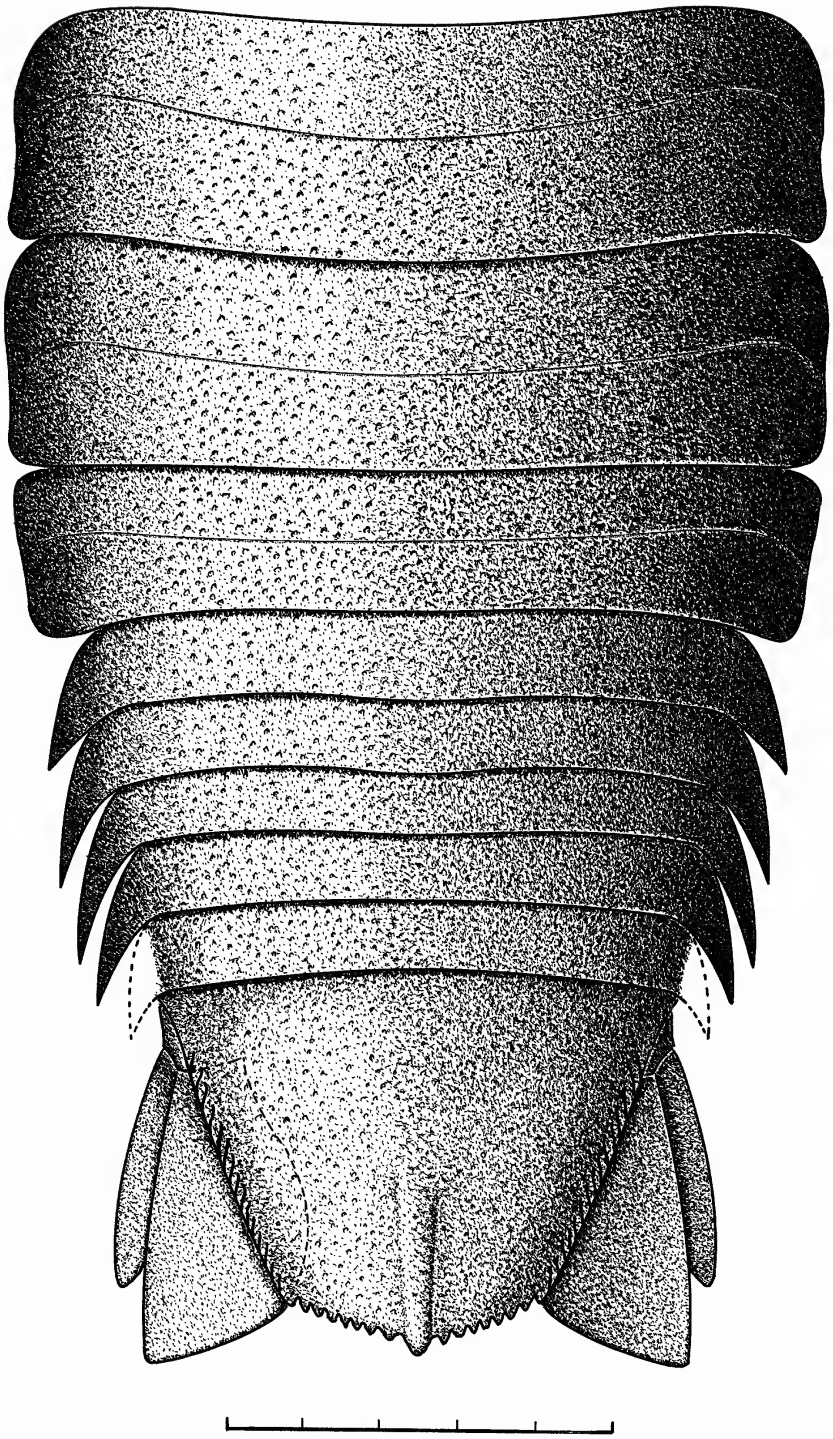


Fig. 2. *Palaega willmandingensis* n. sp. Tentative reconstruction based on the holotype SMNS no. 65508 and paratype SMNS no. 65509. – Scale bar 5 mm.

Palaega nusplingensis n. sp.
Fig. 3, Pl. 3

2005 *Palaega* sp. – DIETL et al., p. 49, pl. 2, figs. 1–2.

Holotype: Specimen illustrated in Fig. 3 and Pl. 3, Figs. 1–4, SMNS no. 65512.
Etymology: Name derived from the type locality.
Type locality: Nusplingen quarry, Westerberg hill, W of the village of Nusplingen; western part of Swabian Alb, Baden-Württemberg, SW Germany (Fig. 1).
Type horizon: Nusplingen Lithographic Limestone (Late Kimmeridgian, Beckeri Zone, Ulmense Subzone), bed G, 60–70 cm from top (for stratigraphic section see DIETL et al. 1998).
Material: Holotype only.

Diagnosis. – Body three times as long as wide; cephalothorax semicircular to triangular; well developed dorsolateral eyes, widely separated; seven free subequal pereonites; five free pleonites; pleotelson subtriangular with convex anterior margin and faint keel of central position, posterior margin faintly crenulated; uropods biramous, endopod nearly twice as wide as the shorter exopod.

Description. – Body elongate, approximately 8 mm long and 3 mm wide (Fig. 3; Pl. 3, Fig. 2), pereonites and pleonites only represented by the tergites in ventral view, without preservation of mouthparts, pereopods or pleopods. Cephalothorax semicircular to triangular, length-width-ratio nearly 3 : 4. Dorsolateral compound eyes separate, oviform to subreniform, with more than 60 ommatidia (Pl. 3, Fig. 1). Measurements of seven free pereonites (length/width, in mm): 1 = 0.50/2.25; 2 = 0.50/2.50; 3 = 0.50/2.65; 4 = 0.50/2.75; 5 = 0.45/2.75; 6 = 0.55/2.65; 7 = 0.55/2.50; pereonite 1 enclosing posterolateral parts of cephalothorax; coxal plates faintly indicated, connection with tergites not discernible. Pleonites subequal in length, except for slightly longer pleonite 5; pleonite 1 straight, pleonites 2–5 increasingly arched, anterior margin of pleonite 5 with same curvature as anterior margin of pleotelson (Pl. 3, Figs. 2–3); pleonites with posteriorly directed pleura. Pleotelson with convex anterior and semicircular posterior margin in its visible section; length about 78% width; concave relief of a faint, centrally situated keel visible in oblique illumination; posterior border with crenulation formed by about 18 semicircular fine arches per mm (Pl. 3, Fig. 4). Uropodal endopod with straight outer margin, mesial margin broadly convex with apical angle of about 60°; exopod shorter, lanceolate.

Comparisons. – Striking characters of *Palaega nusplingensis* n. sp. are the faintly crenulated posterior margin of the pleotelson and the central position of the median keel in comparison with the dentate posterior border in *P. willmandingensis* and its posteriorly situated median keel. A crenulated posterior margin can also be observed in *P. ilerdensis* (CALZADA & GÓMEZ-PALLEROLA 1994, fig. 1), but this species differs in having a subtriangular shield-like pleotelson with a blunt point. Another morphologically similar species is the Palaeozoic *Pseudopalaega iratiensis* MARTINS-NETO, 2001, with microteeth on the posterior margin of the pleotelson. It differs, however, in having pereonites and pleonites of equal shape and size, with the pleonites showing straight anterior and posterior margins. Further species, such as *Pseudopalaega granulifera* MEZZALIRA & MARTINS-NETO, 1992, and *Pseudopalaega microcelata* MEZZALIRA & MARTINS-NETO, 1992, are insufficiently preserved for detailed comparisons to be made. *Palaega* (*Aegites*) *kunthi* VON AMMON, 1882 differs clearly by its triangular pleotelson without a keel and marginal dentation, and the lanceolate endopod (REIFF 1936: 81f., fig. 13).

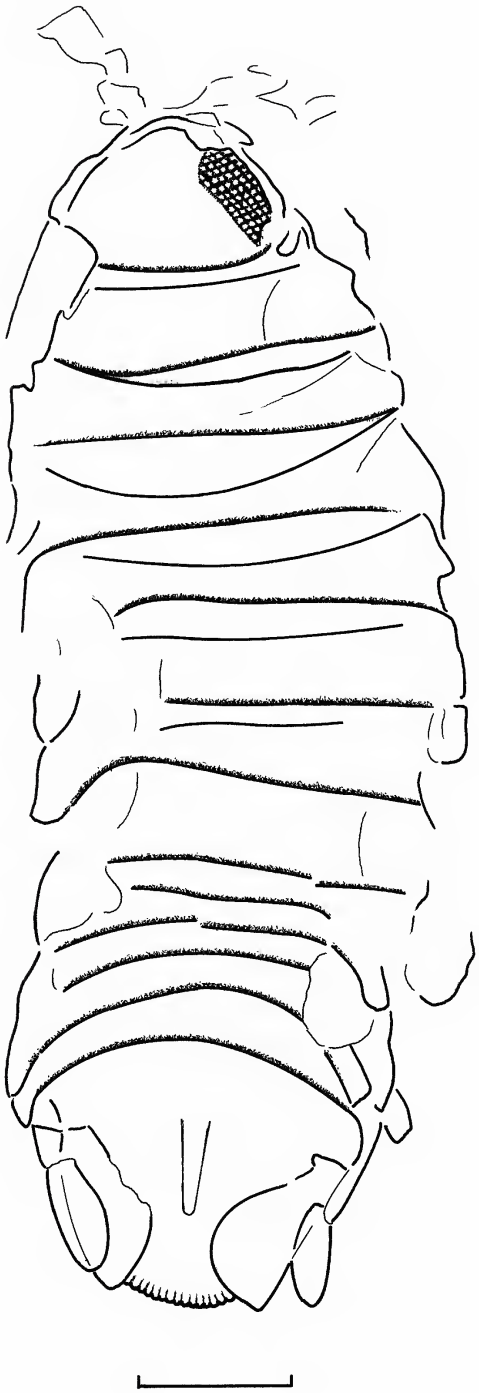


Fig. 3. *Palaega nusplingensis* n. sp.; visible is the ventral side of the dorsal skeleton, except telson with uropods, which did not adhere to the counterpart. Sketch based on the holotype SMNS no. 65512. – Scale bar 1 mm.

5. Biostratinomy of the described specimens

The three specimens of *Palaega willmandingensis* n. sp. were all recovered from the same bed, a greyish marly limestone which yields numerous impressions of small bivalves and small, stalk-like ichnofossils preserved in pyrite. The similar, incomplete preservation of at least two specimens suggests they represent exuviae. With only a few exceptions (e.g. *Glyptonotus*, GEORGE 1972) isopods moult in two stages, the so-called biphasic moulting (SCHÖBL 1880). The posterior half of the exoskeleton is shed first, comprising pereonites five to seven (= thoracomeres six to eight) and the pleotelson, followed by the anterior half within a few hours or even days.

In contrast, the specimen of *P. nusplingensis* n. sp. from the Nusplingen Lithographic Limestone is almost completely preserved. It was observed on the ventral side of a teuthoid squid (*Trachyteuthis hastiformis*), in the middle part of its body in the area around the ink sac. This remarkable biostratinomic position, sitting with its ventral side on the ventral part of the *Trachyteuthis*, suggests that it was attached directly to the surface of the squid, and both fossils must therefore be interpreted as having been in close contact. Therefore we assume that the isopod either fed on the carcass of the squid as a scavenger and sank down to the hostile sea floor together with its float, or that it had a parasitic life style. Several similar cases have been reported from the Tithonian Solnhofen Lithographic Limestones where tiny isopods were attached to large water bugs (FRICKHINGER 1999; POLZ 2004). The present *Trachyteuthis* is a gladius lacking any soft parts, but preservation of soft parts in squids is very rare at Nusplingen. Nevertheless, in two specimens the gladii were reported in connection with their buccal apparatuses (KLUG et al. 2005), and several more specimens with beaks were recovered during the last excavation campaign in 2005. The preservation of the ink sac or of the ink itself and common bite marks along the borders of the gladii indicate that many of the specimens have been predated upon. This is also true for the present specimen and would underline the interpretation of a parasitic lifestyle for the studied isopod. Although *Trachyteuthis hastiformis* (RUEPPELL) is the most common teuthoid squid of the Nusplingen Lithographic Limestone, no other associated isopods have been found until now.

6. References

AMMON, L. VON (1882): Ein Beitrag zur Kenntnis der vorweltlichen Asseln. – Sitzungsberichte der Königlich Bayerischen Akademie der Wissenschaften, mathematisch-physikalische Classe, **12**: 507–550.

BARTHEL, K. W. (1978): Solnhofen. Ein Blick in die Erdgeschichte. 393 pp.; Thun (Ott).

BARTHEL, K. W., SWINBURNE, N. H. M. & CONWAY MORRIS, S. (1990): Solnhofen: a study in Mesozoic palaeontology. IX+236 pp.; Cambridge (Cambridge University Press).

BOWMAN, T. E. (1971): *Palaega lamnae*, new species (Crustacea: Isopoda) from the Upper Cretaceous of Texas. – Journal of Paleontology, **45** (3): 540–541.

BRANDT, A., CRAME, J. A., POLZ, H. & THOMSON, M. R. A. (1999): Late Jurassic tethyan ancestry of recent southern high-latitude marine isopods (Crustacea, Malacostraca). – Palaeontology, **42**: 663–675.

BRANDT, A. & POORE, G. C. B. (2003): Higher classification of the flabelliferan and related Isopoda based on a reappraisal of relationships. – Invertebrate Systematics, **17**: 893–923.

CALZADA S. & GÓMEZ PALLEROLA, J. E. (1994): Un nuevo Isópodo (Crustacea) de Sta. Maria de Meià. – Batalleria, **4**: 27–30.

Dietl, G., Dietl, O., Schweigert, G., Hugger, R. & Russ, B. (2005): Der Nusplinger Plattenkalk (Weißer Jura ζ) – Grabungskampagne 2004. – Jahreshefte der Gesellschaft für Naturkunde in Württemberg, **161**: 45–66.

Dietl, G. & Schweigert, G. (1999): Nusplinger Plattenkalk. Eine tropische Lagune der Jura-Zeit. – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie C, **45**: 64 pp.

Dietl, G. & Schweigert, G. (2001): Im Reich der Meerengel – Fossilien aus dem Nusplinger Plattenkalk. 144 pp.; München (Pfeil).

Dietl, G. & Schweigert, G. (2004): The Nusplingen Lithographic Limestone – a "fossil lagerstaette" of Late Kimmeridgian age from the Swabian Alb (Germany). – Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia, **110**: 303–309.

Dietl, G., Schweigert, G., Franz, M. & Geyer, M. (1998): Profile des Nusplinger Plattenkalks (Oberjura, Schwäbische Alb). – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B, **265**: 37 pp.

Feldmann, R. M. & Goolaerts, S. (2005): *Palaega rugosa*, a new species of fossil isopod (Crustacea) from Maastrichtian rocks of Tunisia. – Journal of Paleontology, **79** (5): 1031–1035.

Frickhinger, K. A. (1994): Die Fossilien von Solnhofen. 336 pp.; Korb (Goldschneck).

Frickhinger, K. A. (1999): Die Fossilien von Solnhofen, **2**: 190 pp.; Korb (Goldschneck).

George, R. Y. (1972): Biphasic moulting in isopod Crustacea and the finding of an unusual mode of moulting in the Antarctic genus *Glyptonotus*. – Journal of Natural History, **6**: 651–656.

Hessler, R. R. (1969): Peracarida. – In: Moore, R. C. (ed.): Treatise on Invertebrate Paleontology, Part R, Arthropoda 4: R360–R393; Lawrence (Geological Society of America & University of Kansas Press).

International Commission of Zoological Nomenclature (1992): Opinion 1668. *Bathynomus* A. Milne Edwards, 1879 (Crustacea, Isopoda): given precedence over *Palaega* Woodward, 1870. – The Bulletin of Zoological Nomenclature, **49** (1): 86–87.

Klug, C., Schweigert, G., Dietl, G. & Fuchs, D. (2005): Coleoid beaks from the Nusplingen Lithographic Limestone (Late Kimmeridgian, SW Germany). – Lethaia, **38**: 1–20.

Kunth, A. (1870): Ueber wenig bekannte Crustaceen von Solenhofen. – Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft, **22**: 771–802.

Leich, H. (1968): Nach Millionen Jahren ans Licht. 180 pp.; Thun & München (Ott).

Maisch, M. W. & Jeisecke, P. (2006): Augen auf im Malm! Goldschnecken von der Schwäbischen Alb. – Fossilien, **23**: 270–277.

Martins-Neto, R. G. (2001): Review of some Crustacea (Isopoda and Decapoda) from Brazilian deposits (Paleozoic, Mesozoic and Cenozoic) with descriptions of new taxa. – Acta Geologica Leopoldensia, **24** (52/53): 237–254.

Meyer, H. von (1854): Jurasische und Triasische Crustaceen. – Palaeontographica, **4**: 44–55.

Mezzalira, S. & Martins-Neto, R. G. (1992): Novos Crustáceos Paleozóicos do Estado de São Paulo, com descrição de novos taxa. – Acta Geologica Leopoldensia, **15** (36): 49–66.

Münster, G. Graf zu (1840): Ueber einige Isopoden aus den Kalkschiefern von Bayern. – Beiträge zur Petrefactenkunde, **3**: 19–23.

Münster, G. Graf zu (1842): Beschreibung drei neuer Arten Crustaciten. – Beiträge zur Petrefactenkunde, **5**: 76–78.

Oppel, A. (1862): I. Ueber jurassische Crustaceen. – Paläontologische Mittheilungen aus dem Museum des königlich Bayerischen Staates, **1**: 1–120.

Polz, H. (1998): *Schweglerella strobli* gen. nov. sp. nov. (Crustacea: Isopoda: Sphaeromatidea), eine Meeres-Assel aus den Solnhofener Plattenkalken. – Archaeopteryx, **16**: 19–28.

Polz, H. (2003): Eine neue Assel aus den Solnhofener Plattenkalken (Crustacea: Isopoda: Sphaeromatidea). – Archaeopteryx, **21**: 3–12.

Polz, H. (2004): Asselansammlung auf einer Wasserwanze aus den Solnhofener Plattenkalken. – Archaeopteryx, **22**: 51–60.

Polz, H. (2005): Zwei neue Asselarten (Crustacea: Isopoda: Scutocoxifera) aus den Plattenkalken von Brunn (Oberkimmeridgium, Mittlere Frankenalb). – Archaeopteryx, **23**: 67–81.

Reiff, E. (1936): Isopoden aus dem Lias Delta (Amaltheenschichten) Schwabens. – Paläontologische Zeitschrift, **18**: 49–90.

SCHICK, H. (2004): Gliederung und Typusprofil der Lacunosamergel-Formation (Ober-Jura, Schwäbische Alb). – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B, **346**: 25 pp.
SCHÖBL, J. (1880): Ueber die Fortpflanzung isopoder Crustaceen. – Archiv für Mikroskopische Anatomie, **17**: 125–140.
SCHWEIGERT, G. (1998): Die Ammonitenfauna des Nusplinger Plattenkalks (Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, Schwäbische Alb). – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B, **267**: 61 pp.
VAN STRAELEN, V. (1928): Contribution à l'étude des isopodes méso- et cénozoiques. – Mémoires de l'Académie Royale de Belgique, Classe des Sciences, série 2, **9** (5): 1–68.
VAN STRAELEN, V. (1931): Crustacea Eumalacostraca (Crustaceis decapodis exclusis). – In: QUENSTEDT, W. (ed.): Fossilium Catalogus, **48**: 98 pp.; Berlin (Junk).
WÄGELE, J. W. (1989): Evolution und phylogenetisches System der Isopoda. – Zoologica, **132**: 1–262.
WILSON, G. D. F. (1998): Historical influences on deep-sea isopod diversity in the Atlantic Ocean. – Deep-Sea Research, Part II, **45**: 279–301.
WOODWARD, H. (1870): Contributions to British Fossil Crustacea. – The Geological Magazine, **7**: 493–497.
ZIEGLER, B. (1959): Profile aus dem Weißjura δ der Schwäbischen Alb. – Arbeiten aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Technischen Hochschule Stuttgart, neue Folge, **21**: 70 pp.

Addresses of the authors:

HERMANN POLZ, Johannisberg, Schlossheide 37, 65366 Geisenheim, Germany
E-mail: he.polz@t-online.de

GÜNTER SCHWEIGERT, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, 70191 Stuttgart, Germany
E-mail: schweigert.smns@naturkundemuseum-bw.de

MICHAEL W. MAISCH, Institut für Geowissenschaften der Eberhard-Karls-Universität Tübingen, Sigwartstraße 10, 72076 Tübingen, Germany
E-mail: maisch@uni-tuebingen.de

Manuscript received: 12.5.2006, accepted: 23.10.2006.

Plate 1

Palaega willmandingensis n. sp., holotype; Sonnenbühl-Willmandingen, HEINZ quarry; Lacunosamergel Formation, Drackenstein Member; Upper Jurassic, Lower Kimmeridgian, Divisum Zone. SMNS no. 65508a (leg. & ded. M. MAISCH & A. MATZKE, Tübingen). – Scale bars 1 mm.

Fig. 1. Total view; left uropod uncovered by partial removing of the pleotelson.

Fig. 2. Pereonites 5–7, pleonites 1–2.

Fig. 3. Plicae on right margin of pleotelson.

Fig. 4. Pleonites and pleotelson lateral right.

Fig. 5. Left uropodal endopod with part of left margin of pleotelson, enlarged from Fig. 1.

Fig. 6. Pereonites 5 and 6 with pounced pereopods.

Fig. 7. Pleura of the pleonites.

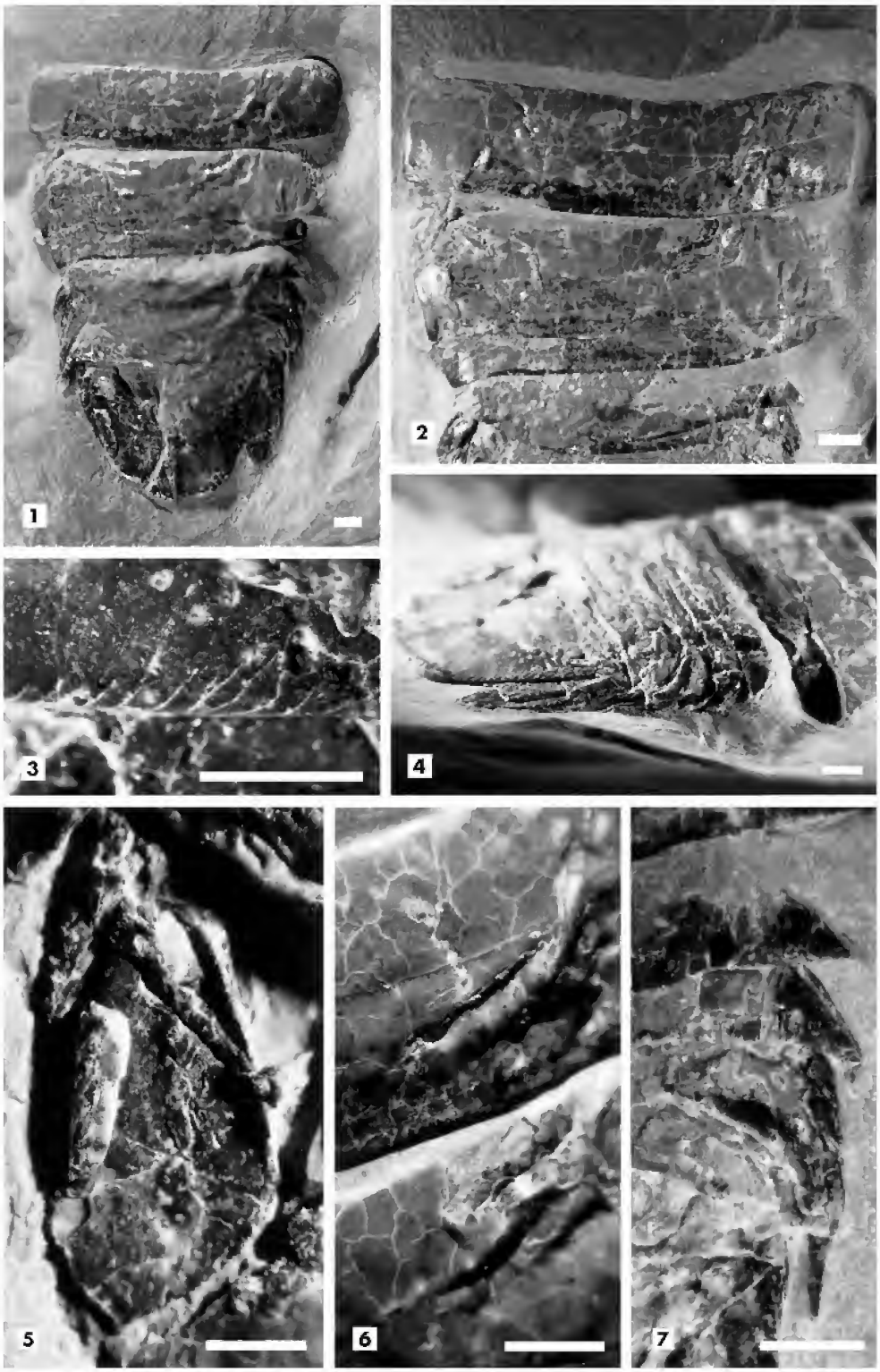

1
2
3
4
5
6
7

Plate 2

Palaega willmandingensis n. sp.; Sonnenbühl-Willmandingen, HEINZ quarry; Lacunosamergel Formation, Drackenstein Member; Upper Jurassic, Lower Kimmeridgian, Divisum Zone (all specimens leg. & ded. M. MAISCH & A. MATZKE, Tübingen). – Scale bars 1 mm.

Fig. 1. Paratype SMNS no. 65509a; total view.

Fig. 2. Paratype SMNS no. 65509a; pereonites 5–7, pleonites 1–3; possible coxal plate on pereonite 6 (→).

Fig. 3. Paratype SMNS no. 65509a; pleonites.

Fig. 4. Holotype SMNS no. 65508; transversal line on pereonite 5, anterior part of cuticle (above) overlapping the posterior part.

Fig. 5. Holotype SMNS no. 65508; pereonite 5, micro-ornamentation of the epicuticle.

Fig. 6. Paratype SMNS no. 65509a; posterior margin of the pleotelson.

Fig. 7. Holotype SMNS no. 65508; pleotelson, micro-ornamentation of the epicuticle.

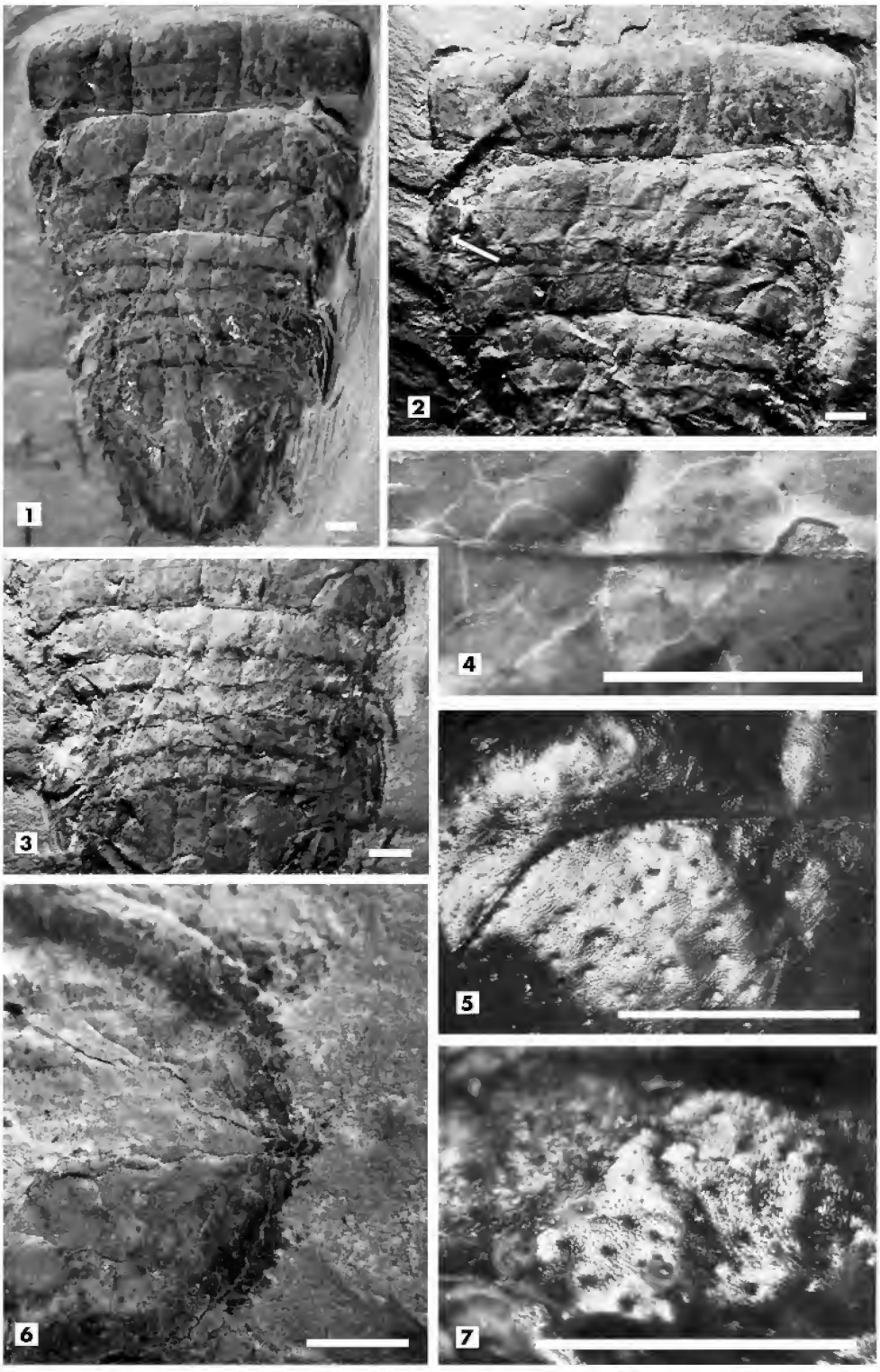

1
2
3
4
5
6
7

Plate 3

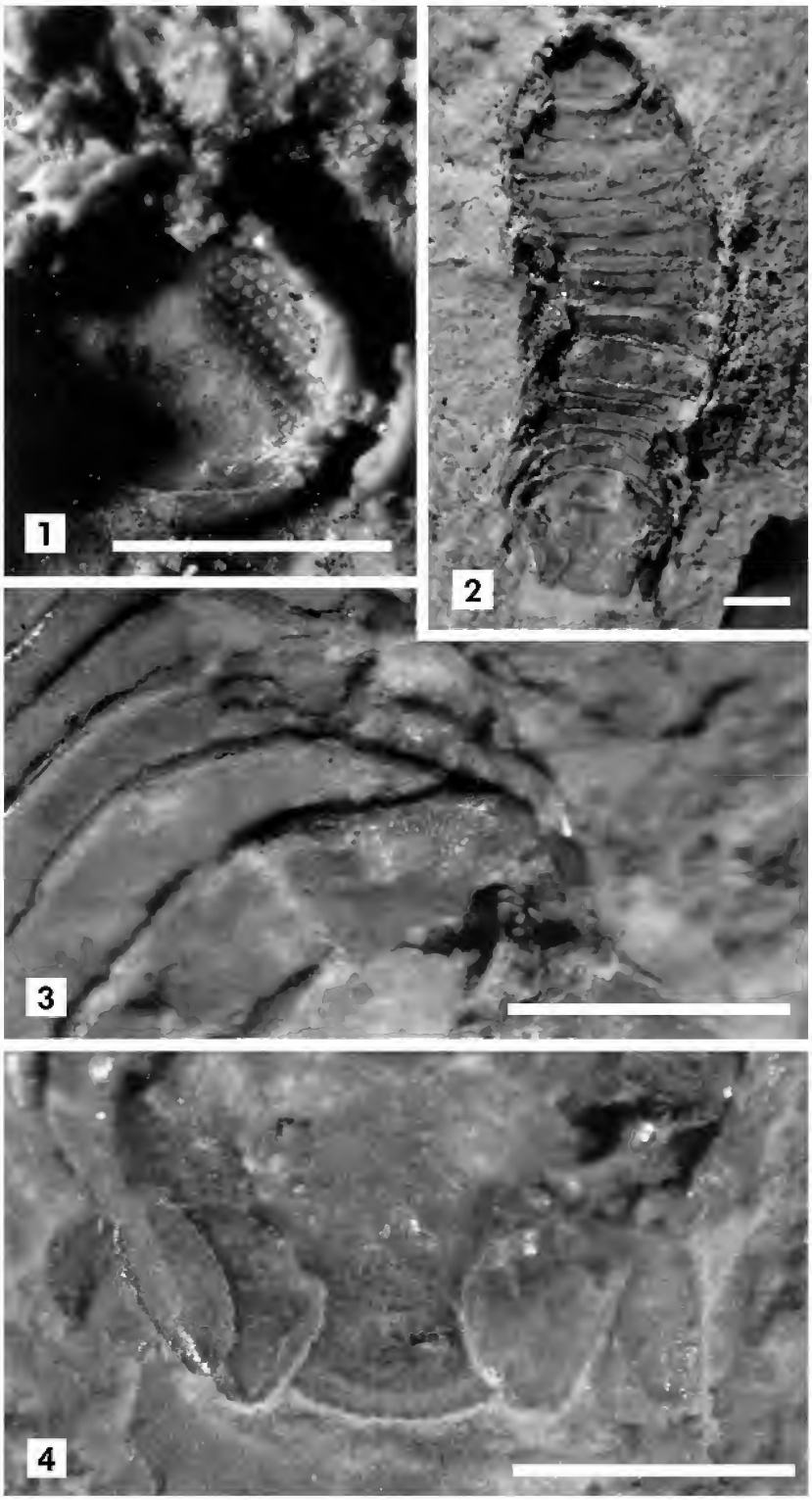
Palaega nusplingensis n. sp., holotype; Nusplingen quarry, Nusplingen Lithographic Limestone, bed G, 60–70 cm from top; Upper Jurassic, Upper Kimmeridgian, Beckeri Zone, Ulmense Subzone. SMNS no. 65512. – Scale bars 1 mm.

Fig. 1. Cephalothorax and left compound eye.

Fig. 2. Entire specimen; ventral view of dorsal exoskeleton from cephalothorax to pleonites; pleotelson and uropods completely preserved.

Fig. 3. Posterior pleonites and anterior section of pleotelson with insertion of the left uropod.

Fig. 4. Posterior margin of pleotelson and uropods.


1
2
3
4

ISSN 0341-0153

Autoren-Richtlinien: http://www.naturkundemuseum-bw.de/stuttgart/schriften
Schriftleitung: Dr. Ronald Böttcher, Rosenstein 1, 70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck, 72072 Tübingen

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttg. Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 363	85 S., 10 Abb., 3 Tab., 11 Taf.	Stuttgart, 29. 12. 2006

Dimorphismus bei *Ceratites* aus dem Germanischen Oberen Muschelkalk (Ammonoidea, Mitteltrias) mit Revision einiger Arten

Dimorphism in *Ceratites* from the Germanic Upper Muschelkalk (Ammonoidea, Middle Triassic) with revision of some species

Max Urlichs

Abstract

For the first time, macro- and microconchs of *Ceratites* are described from the Germanic Upper Muschelkalk (Middle Triassic: Upper Anisian – Lower Ladinian). In addition, the species *Ceratites atavus*, *C. flexuosus*, *C. evolutus*, *C. praecursor*, *C. spinosus*, *C. obesus*, *C. penndorfi*, *C. postspinosus*, *C. enodis*, *C. dorsoplanus* and *C. semipartitus* are revised. Allotypes are designated for *Ceratites atavus*, *C. flexuosus*, *C. spinosus*, *C. obesus*, *C. penndorfi*, *C. dorsoplanus* and *C. semipartitus*, and a lectotype for *Ceratites spinosus*. The *Ceratites* subgenera are abandoned and regarded to be synonyms.

As adult features, the dimorphs show a pronounced approximation of the terminal septa, the umbilical egression at the end of the phragmocone end, and a reduction of the ribs at the end of the body chamber. Furthermore, macroconchs of *Ceratites semipartitus*, *C. dorsoplanus* and *C. enodis* exhibit a change of their ornamentation at the transition from the phragmocone to the body chamber. The macroconchs show strong ribs on the body chamber and the microconchs remain smooth on the body chamber. The mean of the phragmocone diameter of the microconchs is 15–28% percent smaller than that of the macroconchs.

The specimen of *Ceratites evolutus*, described by Müller (1969), with an ovary in the body chamber is a macroconch as demonstrated by comparing the phragmocone diameters of macro- and microconchs with this specimen. Thus, the macroconchs are the females and the microconchs the males.

Keywords: Dimorphism, macroconch, microconch, *Ceratites*, Ammonoidea, revision, Upper Muschelkalk, Middle Triassic.

Zusammenfassung

Erstmals werden Makro- und Mikrokonche von *Ceratites* aus dem Germanischen Oberen Muschelkalk (Mitteltrias: Ober-Anisium – Unter-Ladinium) bekannt gemacht. Hierzu werden die Arten *Ceratites atavus*, *C. flexuosus*, *C. evolutus*, *C. praecursor*, *C. spinosus*, *C. obesus*, *C. penndorfi*, *C. postspinosus*, *C. enodis*, *C. dorsoplanus* und *C. semipartitus* revidiert. Für *Ceratites flexuosus*, *C. spinosus*, *C. obesus*, *C. penndorfi*, *C. dorsoplanus* and *C. semipartitus* wer-

den Allotypen sowie für *C. spinosus* ein Lectotypus designiert. Die bisherigen Untergattungen von *Ceratites* werden als Synonyme aufgegeben.

Die Dimorphen von *Ceratites* haben als typische Adultmerkmale deutliche Alterslobendrängung sowie Skulpturreduktion am Wohnkammerende und Nabelegression am Phragmokon-Ende. Bei *Ceratites semipartitus*, *C. dorsoplanus* und *C. enodis* ändert sich außerdem die Skulptur am Wohnkammerbeginn adulter Makrokonche von glatt zu kräftig berippt. Mikrokonche dieser Arten behalten dagegen die glatten Flanken auch auf der Wohnkammer bei. Der Mittelwert des Phragmokon-Durchmessers ist bei Mikrokonchen der untersuchten *Ceratites*-Arten um 15–28% kleiner als der von Makrokonchen.

Bei dem von Müller (1969) beschriebenen *Ceratites evolutus* mit einem „Eierbeutel" in der Wohnkammerfüllung handelt es sich um einen Makrokonch, wie durch den Vergleich adulter Makro- und Mikrokonche mit diesem Exemplar nachgewiesen wurde. Somit sind die Makrokonche die Weibchen und die Mikrokonche die Männchen.

Inhalt

1. Einleitung 2
2. Material und Methoden 4
3. Kriterien für Dimorphismus 7
4. Zeitdauer der untersuchten Horizonte 9
5. Bemerkungen zum Artkonzept 10
6. Beschreibungen 11
Gattung *Ceratites* de Haan, 1825 11
Ceratites semipartitus (Buch, 1849) 13
Ceratites dorsoplanus Philippi, 1901 16
Ceratites enodis (Quenstedt, 1845) 20
Ceratites postspinosus Riedel, 1916 23
Ceratites penndorfi Rothe, 1955 25
Ceratites obesus Wenger, 1957 26
Ceratites spinosus Philippi, 1901 31
Ceratites evolutus Philippi, 1901 36
Ceratites praecursor Riedel, 1916 40
Ceratites atavus Philippi, 1901 42
Ceratites flexuosus Philippi, 1901 45
7. Ergebnisse 47
7.1. Adult-Merkmale 47
7.2. Dimorphismus-Merkmale 49
7.3. Faunenzusammensetzung 51
8. Eierbeutel bei *Ceratites* 52
9. Literatur 53

1. Einleitung

Seit Callomon (1963) und Makowski (1962, 1963) Dimorphismus bei Ammoniten erstmals schlüssig nachgewiesen hatten, wurde er des Öfteren beschrieben (z.B. Callomon 1981; Lehmann 1966, 1990; Davis et al. 1996; Keupp 2000). Bei Ammonoideen aus der Trias ist er nach Lehmann (1990: 54) aber „kein sehr auffälliges Phänomen". Folgende Hinweise auf Dimorphismus sind aus der Germanischen Mitteltrias bekannt: Aus dem Germanischen Unteren Muschelkalk Oberschlesiens beschrieb Dzik (1990) zwei *Acrochordiceras*, eines mit breitem Querschnitt sowie eines mit schmalem Querschnitt und scheibenförmigem Gehäuse, und bezeichnete sie als Dimorphe. Dieser Dimorphismus wurde von Dzik (1990, Abb. 4) bei adulten und auch bei juvenilen Exemplaren festgestellt. Das Nebeneinander von zwei verschiedenen Morphen bereits im juvenilen Stadium spricht gegen Dimorphismus, da die typischen Dimorphismus-Merkmale erst bei adulten Exemplaren

auftreten. Die beiden Morphen deuteten DAVIS et al. (1996: 496) im Anschluss daran als Glieder einer sehr variablen Chronospezies. Aus dem Germanischen Oberen Muschelkalk beschrieben BENECKE (1911: 595), RIEDEL (1916: 61–62) und PENNDORF (1951: 15) bei *Ceratites dorsoplanus* die Varietäten α und β. GEISLER (1939: 237) fand beide Varietäten ebenfalls bei dieser Art und bei *C. enodis* sowie *C. semipartitus* und nannte sie „forma *glaber*" bzw. „forma *ornatus*". Die oben zitierten Autoren machten jedoch keine Angaben über eventuelle Größenunterschiede zwischen den Dimorphen und zogen aus ihren Beobachtungen keine weiteren Schlüsse. Als erster vermutete SCHRAMMEN (1934: 436), dass „die verschiedene Stärke des Reliefs, verschiedene Dicke und Dickenzunahme ... auf Geschlechtsverschiedenheiten beruhen könnte." Der Nachweis hierfür unterblieb jedoch.

Erstmals wies MÜLLER (1969) durch den Fund eines „Eierbeutels" in der Wohnkammer eines *Ceratites evolutus* ein Weibchen nach (S. 52). Die von MÜLLER (1969: 418) zusammengestellte Liste dimorpher *Ceratites*-Paare ist jedoch hypothetisch, da eine nähere Untersuchung unterblieb. Ebenso hypothetisch sind die Folgerungen späterer Autoren. So deutete REIN (1988a: 109) die unterschiedliche Ausbildung der Ventralseite bei *Ceratites enodis* und *C. posseckeri* als „Hinweis auf Geschlechtsdimorphismus". Nach REIN & OCKERT (2000: 59) „wären *Ceratites enodis* und *Ceratites posseckeri* lediglich durch ihr Geschlechtsmerkmal getrennt und somit Vertreter einer Art." Mit Sicherheit handelt es sich hierbei um keinen Dimorphismus, da Skulptur und Nabelweite der Innenwindungen bei beiden sehr verschieden ausgeprägt sind, und da kein Größenunterschied zwischen adulten Exemplaren vorhanden ist. Bei der Beschreibung juveniler spinoser Ceratiten vermutete REIN (1999a: 50, 51) folgendes: „Waren der „E" Typ *(„armatus")* und der „P" Typ *(„münsteri")* vielleicht Merkmalsträger für einen Geschlechtsdimorphismus? ... Das ungleiche Wachstumstempo hätte bei gleichem Lebensalter unterschiedliche Gehäusegrößen zur Folge, und die „E" Typen *(„armatus")* könnten als Makroconche und die „P" Typen *(„münsteri")* als Mikroconche bezeichnet werden." Beide erreichen jedoch dieselbe Endgröße (REIN 2003, Abb. 30a). REIN (2003, 2004, 2005) beschrieb den bisherigen *Ceratites spinosus obesus* mit glatten bis schwach skulpturierten Flanken auf den Innenwindungen als *Ceratites spinosus* Morphe „E", und den bisherigen *Ceratites spinosus spinosus* mit kräftig dichotom skulpturierten Innenwindungen als Morphe „P". Grundlage hierfür war sehr umfangreiches Material aus einer geringmächtigen Mergellage aus der *spinosus*-Zone Thüringens. Bei der Vermessung dieses Materials wurden juvenile und adulte Exemplare zusammengefasst und in verschiedene Größenklassen unterteilt. Hierbei wurde Alterslobendrängung (= „Finaldrängung" bei REIN 2003, Abb. 31) bereits bei kleinen Exemplaren gefunden. Eine Häufung der Alterslobendrängung bei bestimmten Durchmessern, die denen von Makro- und Mikrokonchen entsprechen würde, wurde jedoch nicht beobachtet. Mit der Deutung der Morphen E und P als dimorphes Paar hielt er Geschlechtsdimorphismus bei *Ceratites spinosus* für nachgewiesen. Nach REIN (2003: 49) fallen außerdem angeblich sämtliche von WENGER (1957) zu *Ceratites (Acanthoceratites) spinosus* gestellten Unterarten in die Variationsbreite dieser Art und verlieren „mit dem Nachweis des Sexual-Dimorphismus einer Spezies ihren bisherigen Gattungs- und Artstatus". Die für Dimorphismus wesentlichen Merkmale (S. 7) fand er jedoch nicht, wie KLUG et al. (2005) bereits feststellten. Dimorphismus ist bekanntlich nur bei adulten Exemplaren nachweisbar (CALLOMON 1963: 28; 1981). Außerdem untersuchte REIN (2003, 2004, 2005) ausschließlich Material aus einer geringmächtigen

Lage der *spinosus*-Zone. Die übrigen von WENGER (1957) beschriebenen Unterarten von *Ceratites spinosus* wurden weder vermessen noch näher untersucht. Deshalb werden hier nun sämtliche spinosen Ceratiten und einige weitere Arten revidiert.

Dank

Für Hinweise und Diskussionen bedanke ich mich vielmals bei Dr. G. BECHLY, Dr. G. DIETL (beide Stuttgart), Prof. Dr. G. GEYER (Würzburg) und vor allem Dr. G. SCHWEIGERT (Stuttgart). Außerdem danke ich dem Schriftleiter Dr. R. BÖTTCHER sowie den Referenten Prof. Dr. J. CALLOMON (London) und Dr. G. SCHWEIGERT (Stuttgart) für die kritische Durchsicht des Manuskripts und für zahlreiche Verbesserungsvorschläge. Material liehen aus: A. BARTHOLOMÄ (Neuenstein), Dr. J. FENNER (Berlin), Dr. h.c. H. HAGDORN (Ingelfingen), Dr. N. HAUSCHKE (Halle), Dr. H. JAEGER † (Berlin), O. KLEINDIENST (Ochsenfurt), Dr. D. KORN (Berlin), Dr. H. MAYR (München), Dr. T. MARTENS (Gotha), W. MUNK (Karlsruhe), W. OCKERT (Ilshofen), Dipl.-Geol. G. RIEDEL (Erfurt), Dr. M. REICH und Dr. S. RITZKOWSKI (beide Göttingen), Dr. G. SCHAIRER (München), Dr. H. SCHULZ (Tübingen), O. H. SCHUSTER (Heilbronn), J. SELL (Euerdorf) und K. TÜRSCHEL (Osterburken). Material stifteten Dr. W. EHMANN (Waiblingen), R. ERNST (Obersulm), J. SUCHOPAR (Ostheim bei Hofheim) und vor allem J. G. WEGELE (Waldenburg). Die Fotos fertigten z.T. H. LUMPE (Fellbach) und R. HARLING (Stuttgart) an. A. LEHMKUHL und Dr. S. KAISER (beide Stuttgart) übernahmen die Aufnahme und Bearbeitung der digitalen Fotos. Für diese Hilfen bedanke ich mich ebenfalls herzlich.

2. Material und Methoden

Bei der Vermessung der scheibenförmigen Ceratiten (= „Discoceratiten") wurden Makro- und Mikrokonche gefunden. Daraufhin wurde die Untersuchung auf Fundstellen ausgedehnt, von denen umfangreiche, möglichst quantitativ aufgesammelte Ceratiten aus einer Bank oder zumindest aus einem engen stratigraphischen Bereich zur Verfügung standen (Tab. 2–3). Da der Dimorphismus bei den scheibenförmigen Arten am deutlichsten ausgebildet ist, erfolgt die Beschreibung in stratigraphischer Reihenfolge von der jüngsten zur ältesten Art. Von *Ceratites atavus*, *C. evolutus*, *C. flexuosus*, *C. obesus*, *C. praecursor* und *C. spinosus* lagen ausreichend adulte, horizontierte Exemplare von Fundorten aus Nordwürttemberg zur statistischen Auswertung vor. Insgesamt wurden für vorliegende Arbeit über eintausend Exemplare aus Baden-Württemberg vermessen (Tab. 3). Die Fundniveaus des Untersuchungsmaterials sind auf Abb. 1 jeweils durch einen horizontalen Balken markiert. Weiteres sehr umfangreiches Material dieser Arten aus dem übrigen Germanischen Becken wurde zum Vergleich herangezogen, es blieb aber bei der statistischen Auswertung unberücksichtigt, da der größte Teil unhorizontiert ist.

Bei den seltenen Arten *Ceratites dorsoplanus*, *C. enodis*, *C. penndorfi*, *C. postspinosus*, *C. dorsoplanus* und *C. semipartitus* stand aus Baden-Württemberg nur wenig neues, horizontiertes Material zur Verfügung, weshalb neben Neufunden von verschiedenen Fundpunkten auf altes, horizontiertes Sammlungsmaterial zurückgegriffen wurde. Da die Leitbänke im Oberen Muschelkalk Baden-Württembergs als isochron anzusehen sind (AIGNER 1985), konnte Material aus einer Schicht von verschiedenen Fundpunkten zusammen ausgewertet werden. Diese Isochronie der Leithorizonte wird durch die Position der Grenzen der *Ceratites*-Zonen bestätigt. So findet sich z.B. die Basis der *evolutus*-Zone in Nordwürttemberg 0,3–0,5m unter der Spiriferinabank (URLICHS 1993b: 211). Die Basis der *postspinosus*-Zone in Baden-Württemberg liegt stets 0,5–1,0 m unter dem Tonhorizont β2 und die Basis der *semipartitus*-Zone innerhalb der Oberen Terebratelbank.

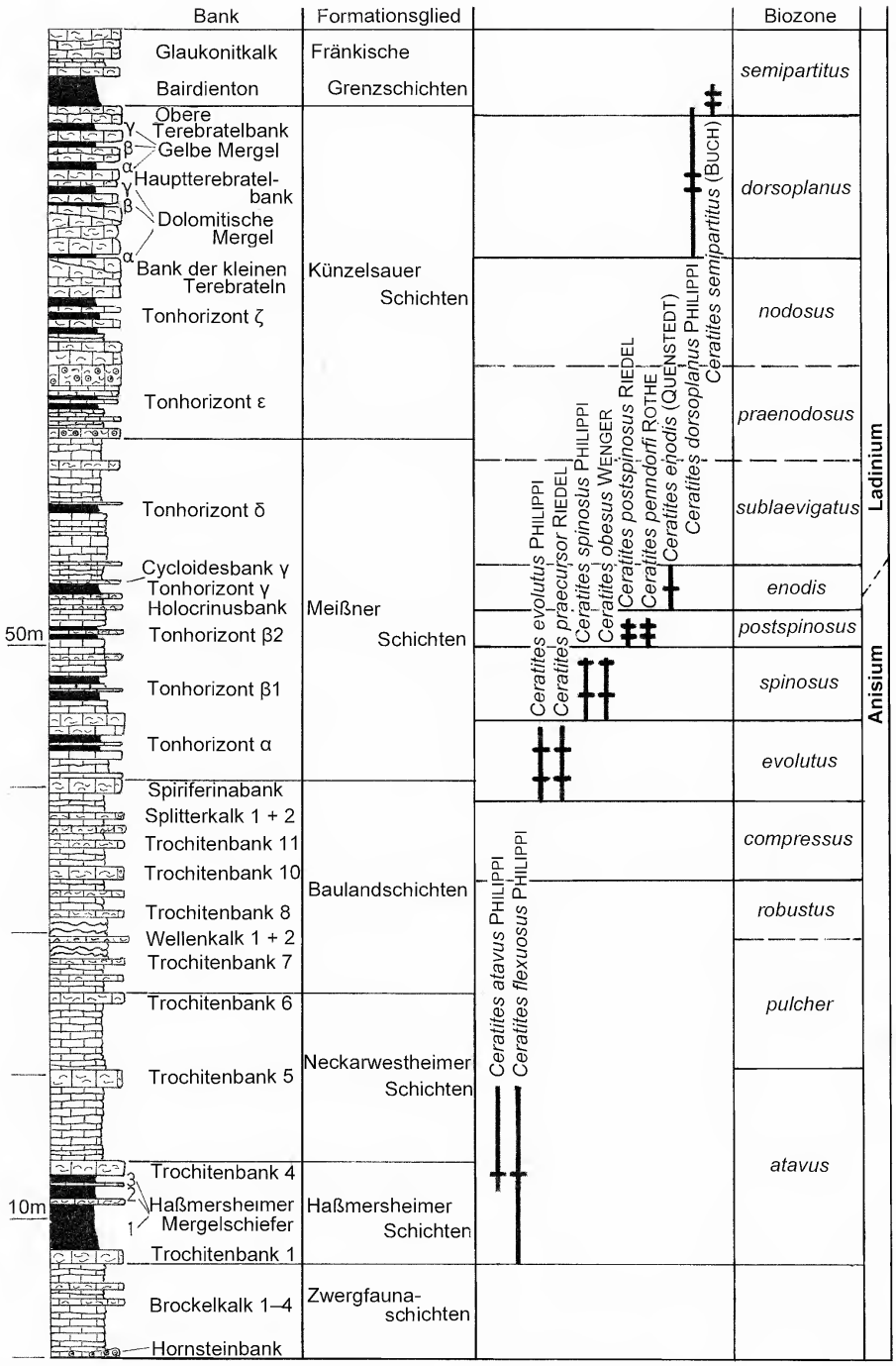


Abb. 1. Lithostratigraphie, stratigraphische Verbreitung der bearbeiteten Ceratiten und Zonengliederung im Oberen Muschelkalk Nordwürttembergs (nach Urlichs 1993a, geologische Einheiten nach GLA 1995, Anisium/Ladinium-Grenze nach Brack et al. 1999: 868). Senkrechte Balken = stratigraphische Verbreitung, horizontale Balken = Horizonte des Untersuchungsmaterials.

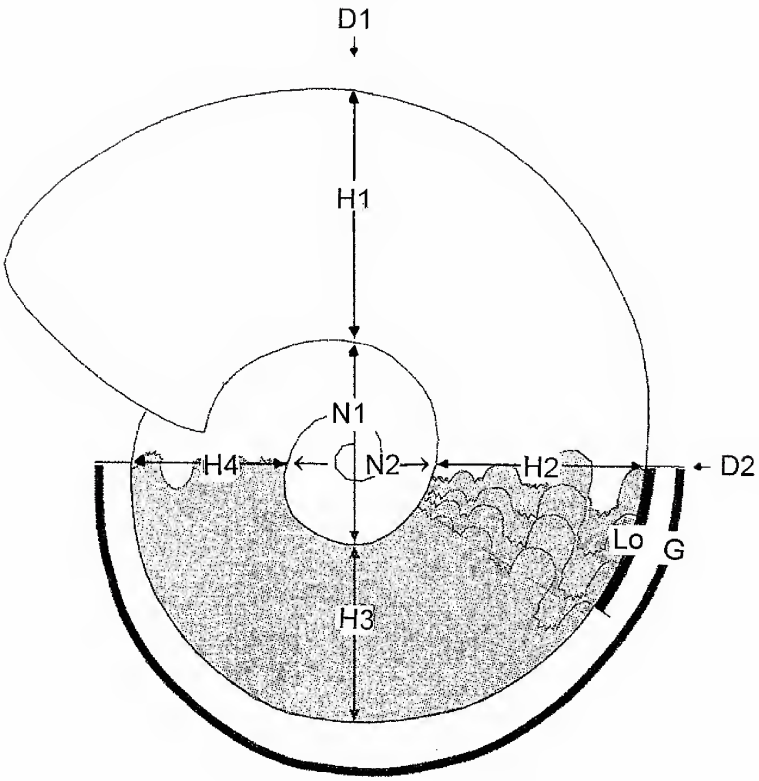


Abb. 2. Schema der Messwerte (verändert nach REIN 2003), Abkürzungen siehe S. 6–7.

Das in früheren Arbeiten (z.B. WENGER 1957; REIN 1988a) vermessene und aufgeführte Material war z.T. unzureichend präpariert. Voraussetzung für verlässliche Messwerte ist jedoch gut präpariertes Material. Deshalb wurden die meisten Exemplare für vorliegende Untersuchung vom Autor präpariert. Die Messmethode von WENGER (1957) wurde nach REIN (2003) verändert. Es wurden vor allem Exemplare mit den unten genannten Adult-Merkmalen vermessen, denn nur bei ihnen ist Dimorphismus nachweisbar. Da die Wohnkammer in den meisten Fällen als mehr oder weniger langer Stumpf unvollständig erhalten ist, bzw. ihre Länge bei vollständiger Erhaltung etwas schwankt (S. 28), entfällt ihr Ende als Bezugspunkt. Deshalb beziehen sich die Messungen (Tab. 3) auf das Phragmokon-Ende, wie CALLOMON (1981: 259) es vorschlug.

Messwerte (Abb. 2)

D1, D2	Durchmesser $^1/_4$ Windung nach dem Phragmokon-Ende und am Phragmokon-Ende. Der Enddurchmesser, den OCKERT & REIN (1999) als Bezugspunkt wählten, kommt als Messpunkt nicht in Frage, da die Wohnkammer am Ende häufig verdrückt ist.
H1–H4	Windungshöhe $^1/_4$ Windung nach dem Phragmokon-Ende, am Phragmokon-Ende, sowie $^1/_4$ und $^1/_2$ Windung vor dem Phragmokon-Ende.
B1, B2	Windungsbreite $^1/_4$ Windung nach dem Phragmokon-Ende und am Phragmokon-Ende. Sie wurde zwischen den Skulpturelementen gemessen. Wenn die

	Messstrecke über Knoten bzw. Rippen verlief, dann wurde der Mittelwert der Messungen vor und nach dem Skulpturelement genommen.
G	Anzahl der Septen auf der letzten halben Windung adulter und z. T. auch juveniler Exemplare.
Lo	Anzahl der gedrängten Septen am Phragmokon-Ende adulter Exemplare (Alterslobendrängung, = sekundäre oder finale Lobendrängung).
LK	Anzahl der Lateralknoten bzw. Rippen auf der letzten halben Phragmokon-Windung.
MK	Anzahl der ventrolateralen Dornen bzw. Knoten auf der letzten halben Phragmokon-Windung.
N1, N2	Nabeldurchmesser $^1/_4$ Windung nach dem Phragmokon-Ende und am Phragmokon-Ende.

Verhältniswerte

$x \pm \sigma$	Mittelwert ± Standardabweichung
Q1, Q2	Querschnitt: Q1 = B1/H1 × 100, Q2 = B2/H2 × 100. Häufig ist der Querschnitt durch bruchlose Kompaktion verdrückt, weshalb die Variationsbreite sehr groß wird. Die größten Werte entsprechen vermutlich dem unverdrückten Zustand. Deshalb wird nur die Variation, aber kein Mittelwert angegeben.
NW1, NW2	Relative Nabelweite: NW1 = N1/D1 × 100, NW2 = N2/D2 × 100.
S1, S2	Scheibenzunahme: S1 = H1/D1 × 100, S2 = H2/D2 × 100.
W	Windungszunahme: W = H3/H1 × 100, bzw. H4/H2 × 100. Auf die Wiedergabe dieses Wertes wird verzichtet, da er zum Dimorphismus keinen Beitrag liefert.

Abkürzungen

juv.	juvenil
M	Makrokonch
m	Mikrokonch
n	Anzahl

Aufbewahrungsorte des aufgeführten Materials

BGR	Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe, Sammlung Spandau, Berlin
BSPG	Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, München
GPIH	Geologisch-Paläontologisches Institut der Universität Heidelberg
GZG	Geowissenschaftliches Zentrum der Universität Göttingen
IGGH	Institut für Geowissenschaften und Geiseltalmuseum der Universität Halle
IGPT	Institut für Geowissenschaften der Universität Tübingen
MB	Museum für Naturkunde an der Humboldt-Universität Berlin
MHI	Muschelkalk-Museum Hans Hagdorn, Ingelfingen
MNG	Haus der Natur, Gotha
NKME	Naturkundemuseum Erfurt
SMNK	Staatliches Museum für Naturkunde Karlsruhe
SMNS	Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart

3. Kriterien für Dimorphismus

Die Merkmale dimorpher Ammonoideen-Paare sind des Öfteren beschrieben worden (z. B. Callomon 1963, 1981; Makowski 1962; Lehmann 1966, 1976, 1990: 47; Davis et al. 1996; Keupp 2000). Makro- und Mikrokonche jurassischer Ammoniten unterscheiden sich in erster Linie durch einen erheblichen Größenunterschied. So ist der Durchmesser der Makrokonche bis zu 10-mal größer als derjenige der Mikrokonche. Erstere haben mindestens 7 und letztere 5–6 Windungen. Die Innen-

windungen sind etwa bis zum Ende der 4. Windung in jeder Hinsicht identisch (CALLOMON 1963: 28). Zusätzlich ist bei vielen jurassischen Ammoniten variocostate Skulptur vorhanden, d.h. bei den Makrokonchen tritt am Beginn der Alterswohnkammer oder knapp davor ein Skulpturwechsel auf, während die Mikrokonche die Skulptur der Innenwindungen auch auf der Alterswohnkammer beibehalten.

Beim triassischen *Ceratites* sind folgende Merkmale vorhanden, die zur Unterscheidung adulter und juveniler Exemplare sowie von Makro- und Mikrokonchen verwendet werden können:

1. Alterslobendrängung (= sekundäre Lobendrängung): Sie ist deutlich an den zunehmend dichter stehenden Septen am Phragmokon-Ende adulter Exemplare zu erkennen. Die Alterslobendrängung setzt nicht plötzlich ein, die Septenzahl nimmt vielmehr auf der letzten halben Phragmokon-Windung adulter Exemplare im Vergleich zu den Innenwindungen allmählich zu, bis die dicht gedrängte Alterslobendrängung zum Schluss einsetzt (WENGER 1957: 63; MÜLLER 1970c, Abb. 1). Deshalb wurde die Anzahl der Septen auf der letzten halben Phragmokon-Windung adulter Exemplare (Tab. 3, Spalte G) als zusätzliches Adultmerkmal ausgezählt. Daneben kann zusätzlich vor dem Adultstadium intermediäre Lobendrängung, je nach individueller Entwicklung, bei unterschiedlichen juvenilen Stadien auftreten (RIEDEL 1916: 12; WENGER 1957: 63; MÜLLER 1970c). Bei ihr sind meistens nur 2–3, selten mehr Septen geringfügig gedrängt – im Gegensatz zur deutlichen Alterslobendrängung. Ferner tritt diese Drängung unvermittelt auf und verschwindet ebenso ohne Übergang wieder. Außerdem sind die übrigen Adultmerkmale wie Nabelegression und Skulpturreduktion am Wohnkammerende bei ihnen noch nicht entwickelt. Damit ist die Alterslobendrängung von intermediärer Drängung zu unterscheiden. Obwohl die Alterslobendrängung das auffälligste Merkmal ist, sind weitere Adultmerkmale erforderlich, um Makro- und Mikrokonche sicher unterscheiden zu können.

2. Nabelegression: Sicher ist das Adultstadium zu erkennen, wenn die Nabelegression vorhanden ist, d.h. wenn das letzte Viertel Windung des Phragmokons und das hintere Viertel der Wohnkammer am Nabel aus der Spirale egredieren, und wenn das Wohnkammerende wieder in die Spirale einschwenkt. Wegen dieser Nabelerweiterung wurde die relative Nabelweite bei Makro- und Mikrokonchen am Phragmokon-Ende (= NW2) und 90° davor auf der Wohnkammermitte (= NW1) getrennt ausgewertet und z.T. mit juvenilen Exemplaren gleicher Größe verglichen. Auch mit Hilfe der Scheibenzunahme lässt sich die Nabelegression erkennen, wenn das Verhältnis Windungshöhe/Durchmesser bei adulten Exemplaren auf der Wohnkammer kleiner als am Phragmokon-Ende ist.

3. Skulpturdimorphismus: Er tritt bei vielen Arten auf. Bei ihnen ist am Phragmokon-Ende von Makrokonchen oder knapp davor ein deutlicher Skulpturwechsel vorhanden (= variocostat), der schon seit langem bekannt ist (S.3). Die Mikrokonche dagegen behalten die glatten Flanken des Phragmokons auf der Wohnkammer bei (= äquicostat).

4. Skulpturreduktion: Als Adultmerkmal ist sie selten vom Wohnkammerbeginn, häufiger von der Wohnkammermitte bis zu ihrem Ende, vorhanden (z.B. PHILIPPI 1901, Taf. 36, Fig. 1, Taf. 49, Fig. 1; WENGER 1957, Taf. 20, Fig. 1; KLUG 2004: 72, Abb. 3).

5. Windungszahl: Als wesentliches Unterscheidungsmerkmal für Dimorphismus käme eine unterschiedliche Windungszahl bei Makro- und Mikrokonchen in

Frage, auf die höchstwahrscheinlich die Größenunterschiede zwischen den Dimorphen zurückzuführen sind. Von den untersuchten Arten liegen jedoch keine geeigneten adulten Exemplare mit erhaltenen frühen Innenwindungen vor, von denen Sagittalschnitte angefertigt werden könnten. Weil die Innenwindungen beim vorliegenden Material nicht überliefert sind, bleibt unbekannt, wie viele Windungen Makro- und Mikrokonche exakt haben, und ob sie sich in der Septenzahl unterscheiden. Um diese Kenntnislücke wenigstens teilweise zu schließen, wurde die ontogenetische Entwicklung untersucht und von einigen Arten statistisch erfasst (siehe Tab. 3). Dabei werden Unterschiede der Windungszahl bei einer Art vermutet (S. 50).

Folgende potentielle Adultmerkmale sind bei *Ceratites* nicht ausgebildet:

Die bei manchen jurassischen Ammoniten bekannte Reduktion der Lobenlinie als Adultmerkmal fehlt bei *Ceratites* (Müller 1970c: 388). Hierzu ist die Lobenlinie zu flach und zu einfach verfaltet. Ebenso fehlen Mündungsapophysen auf den Flanken von Mikrokonchen. Auch bei anderen triassischen Ammonoideen gibt es sie nach Davis et al. (1996: 496) nicht. Der Mundrand ist bei *Ceratites* nur in seltenen Fällen überliefert (Philippi 1901: 259–361; Riedel 1916: 8–9; Stolley 1916, Taf. 20, Fig. 4–9; Rothe 1955: 270; Schrammen 1934, Taf. 26, Fig. 2; Sun 1928; Geisler 1939, Taf. 6, Fig. 4; Wenger 1957, Taf. 9, Fig. 1; Urlichs & Mundlos 1987a, Abb. 6). Die meisten genannten Exemplare haben einen schwach sichelförmigen Mundrand. Allerdings sind viele davon präadult, da ihnen Alterslobendrängung, Nabelegression sowie Skulpturabschwächung am Wohnkammerende fehlen (z. B. Stolley 1916, Taf. 20, Fig. 8; Sun 1928, Taf. 1, Fig. 1, Taf. 2, Fig. 5–6; Wenger 1957, Taf. 9, Fig. 1).

Schalenverdickungen, die auf den Steinkernen als Rinnen parallel zu den Anwachsstreifen verlaufen, sind selten ausgebildet (Rein 1988a: 109; Klug 2004, Abb. 4–5, außerdem S. 49). Ein Mikrokonch von *Ceratites enodis* mit einer von der Verdickung stammenden Rinne am erhaltenen Mundrand, dessen Wohnkammer nur 110° umfasst, bildete Klug (2004, Abb. 5) ab. Ob es sich hier um den Mundrand der Adult-Wohnkammer oder um eine Einschürung davor handelt, wurde überprüft.

Wohnkammerdimorphismus tritt nach Sarti (1999) bei jurassischen und kretazischen Ammoniten auf. In diesem Fall haben Mikrokonche einen deutlich breiteren Wohnkammerquerschnitt als Makrokonche.

Als weiteres Adultmerkmal käme das schwarze Band entlang der Mündung in Frage, das bei zwei adulten *Ceratites*-Exemplaren erstmals von Klug (2004) beschrieben wurde. Unter dem untersuchten Material befinden sich aber keine weiteren Exemplare mit einem derartigen Band. Ferner könnte die „Schwarze Schicht" (= „black layer") am Wohnkammerende als Adultmerkmal angesehen werden, da die bisher bekannt gemachten Exemplare nach Klug et al. (2004: 1418) mehr oder weniger adult sein sollen.

4. Zeitdauer der untersuchten Horizonte

Die Phylogenie der *Ceratites*-Arten erfolgte während des Germanischen Muschelkalks (Ober-Anisium – Unter-Ladinium; Dauer nach Deutsche Stratigraphische Kommission 2002 und Menning et al. 2005, Taf. 7, 9: 3,5 Millionen Jahre) be-

kanntlich in nahezu gleich bleibend marinem Milieu. Jede der 13 im Oberen Muschelkalk ausgeschiedenen *Ceratites*-Biozonen umfasst durchschnittlich ca. 270 000 Jahre. Damit ist ihre Dauer kürzer als die einer jurassischen Ammoniten-Subzone, die nach CALLOMON (1985, Tab. 1) durchschnittlich 350 000 Jahre umfasst. Die mitteltriassischen Standard-Zonen umfangen noch längere Zeitabschnitte von etwa einer Million Jahren (BRACK et al. 2005, Abb. 3). In einer *Ceratites*-Zone, und zwar während ihrer gesamten Dauer, kommen nach vorliegenden Untersuchungen meist nur zwei, selten drei Arten nebeneinander vor. Deshalb ist eine weitere Untergliederung in Faunenhorizonte unmöglich.

Teils wurde horizontiertes Material von einer Schichtfläche, teils aus einer bis zu 1,5 m mächtigen Schichtenfolge ausgewertet. Die Entstehungsdauer der Anreicherungen auf den Schichtflächen ist schwer abzuschätzen. Es kann sich jedoch um keine längere Zeitspannen umfassende Kondensationshorizonte handeln, da in diesem Fall eine gleichmäßige Verteilung über die gesamte Fläche zu erwarten wäre. Die Ceratiten sind dagegen strömungsorientiert mit der Mündung in Lee-Richtung zu hintereinander aufgereihten Schnüren oder zu breiten Streifen angereichert. Hierbei handelt es sich um Zusammenschwemmungen von leeren Gehäusen, die vermutlich in kurzer Zeit entstanden sind (URLICHS & MUNDLOS 1987b). Dagegen sind die bis zu 1,5 m mächtigen Schichten, aus denen Material zusammengefasst wurde, in längeren Zeiträumen abgelagert worden. Sie repräsentieren bei einer durchschnittlichen Gesamtmächtigkeit des Oberen Muschelkalks von 84–90 m jeweils etwa 60 000–64 000 Jahre. Damit ist die Dauer eines untersuchten Horizonts maximal etwa halb so lang wie die durchschnittliche Dauer eines jurassischen Faunenhorizonts, die CALLOMON (1985, Tab. 1) mit 120 000 Jahren angab. Hierbei ist eine kontinuierliche Sedimentation vorausgesetzt, was jedoch für unwahrscheinlich gehalten wird. Die Zeit steckt vermutlich, wie in anderen Fällen, in nicht erkennbaren Schichtlücken.

5. Bemerkungen zum Artkonzept

Die bisherigen Bearbeiter haben bei *Ceratites* durchwegs Morphospezies beschrieben (z. B. PHILIPPI 1901; RIEDEL 1916; STOLLEY 1916; SPATH 1934; ROTHE 1943, 1955; WENGER 1957; WELZEL 1963; URLICHS & MUNDLOS 1980, 1987a). Hierbei wurden häufig Jugendexemplare und Adulte sowie verschiedene Erhaltungsformen wegen unterschiedlicher Ausbildung der Gehäuseform und Skulptur als verschiedene Arten geführt. Hierzu äußerte sich WENGER (1957: 69) deutlich: „Lassen sich innerhalb einer Art noch verschiedene Entwicklungsstadien oder sonstige charakteristische Formtypen erkennen, so werden sie als Unterarten ausgeschieden. Diese Unterarten sind wiederum nicht etwa identisch mit geographischen Rassen und sollten daher besser als „forma" bezeichnet werden." Dieses Verfahren führte WENGER (1957: 76, 79–81) jedoch inkonsequent durch, da er Jugendexemplare, z. B. von *Ceratites evolutus* und *C. spinosus*, nicht unter den betreffenden Arten sondern als Unterarten von *C. armatus* beschrieb. Die Unterarten stellen zum großen Teil tatsächlich nur Varietäten oder Erhaltungszustände dar. Deshalb wurden sie nun zum großen Teil als Synonyme eingezogen (S. 25, 26, 31, 36, 45). Lediglich einige wenige wurden als selbständige Taxa erkannt, die einem Vorschlag von CALLOMON (1985: 57) folgend als Arten aufgefasst werden. Aus diesen Gründen war eine um-

fassende Revision der untersuchten Arten unumgänglich. Nun wurde das Chronospezies-Konzept (= Paläobiospezies) angewandt (WILLMANN 1985; Definition siehe CALLOMON 1995; CALLOMON et al. 1992: 3; DIETZE et al. 2005: 18). Dabei ist nach wie vor in erster Linie der Holo- bzw. Lectotypus Grundlage für die Definition und Abgrenzung einer Art. Ein Typus erfüllt nach CALLOMON et al. (1992: 22) in der Paläontologie außerdem eine zweite, wichtige Funktion: Durch ihn ist der Fundhorizont einer Art festgelegt. Soweit möglich, wurde der genaue Fundhorizont des Typus anhand von neuem, horizontiertem Vergleichsmaterial bestätigt bzw. rekonstruiert. Grundlage der Artbeschreibungen und der Variationsstatistik war Material aus einem Horizont, möglichst aus dem Stratum typicum des Holo- bzw. Lectotypus (Tab. 3). Anschließend wurde dann eine eventuelle morphologische Veränderung innerhalb der Reichweite der betreffenden Art untersucht und Unterschiede zu der Stamm- und der Tochterart festgestellt. Allotypen wurden nur designiert, wenn hierzu geeignetes Material, meist Paralectotypen, aus dem Typusgebiet vorlag. Bei Material aus entfernten Gebieten ist nämlich kaum zu belegen, dass es aus dem Stratum typicum der betreffenden Art stammt, wie z.B. bei *Ceratites atavus* und *C. flexuosus* (S. 42, 45).

Mehrere stratigraphisch aufeinander folgende *Ceratites*-Arten, z.B. *Ceratites evolutus – C. spinosus – C. penndorfi* oder *Ceratites praecursor – C. obesus – C. postspinosus*, bilden eine Chronokline. Diese Arten gehen in geringmächtigen Übergangsbereichen allmählich ineinander über, was Gehäuseform, Skulptur und Größe anbetrifft. Nach WILLMANN (1985) müssten sie bei Anwendung der phylogenetischen Systematik (nach der kladistischen Methode HENNIGS) als Unterarten einer Chronospezies aufgefasst werden. Da es sich um morphologisch gut unterscheidbare Taxa handelt, wird für sie der Artrang beibehalten. Neben der geographischen Isolation muss die Zeit ebenfalls eine trennende Wirkung gehabt haben, wie FAHLBUSCH (1989: 222–224) hervorhob. Würde man die Arten einer Chronokline zu einer Chronospezies mit verschiedenen Unterarten zusammenfassen, dann müsste man auch die Zonengliederung ändern und die *Ceratites*-Zonen zu Subzonen degradieren.

6. Beschreibungen

Gattung *Ceratites* DE HAAN, 1825

Synonyme: *Acanthoceratites* SCHRAMMEN, 1928, *Actinoceratites* SCHRAMMEN, 1928, *Archioceratites* SCHRAMMEN, 1934, *Balioceratites* SCHRAMMEN, 1934, *Caloceratites* SCHRAMMEN, 1928, *Campyloceratites* SCHRAMMEN, 1928, *Cosmoceratites* SCHRAMMEN, 1928, *Cycloceratites* SCHRAMMEN, 1928, *Doloceratites* SCHRAMMEN, 1928, *Echinoceratites* SCHRAMMEN, 1928, *Gymnoceratites* SCHRAMMEN, 1928, *Hadroceratites* SCHRAMMEN, 1928, *Hoploceratites* SCHRAMMEN, 1928, *Leioceratites* SCHRAMMEN, 1928, *Nannoceratites* SCHRAMMEN, 1928, *Opheoceratites* SCHRAMMEN, 1928, *Pachyceratites* SCHRAMMEN, 1934, *Patagioceratites* SCHRAMMEN, 1928, *Phalacroceratites* SCHRAMMEN, 1928, *Progonoceratites* SCHRAMMEN, 1928, *Symboloceratites* SCHRAMMEN, 1928.

Bemerkungen zu den *Ceratites*-Untergattungen. – Obwohl WENGER (1957) die von SCHRAMMEN (1928, 1934) eingeführten Gattungen zum Teil als Untergattungen neu definiert hatte, wurden sie von den nachfolgenden Autoren häufig ohne Begründung weggelassen. Unklarheiten gab es vor allem bei *Ceratites „(Dolo-*

ceratites)". Mittlerweile wurden die von WENGER (1957) unter *Ceratites armatus* bzw. von URLICHS & MUNDLOS (1987) unter *C. muensteri* beschriebenen Unterarten bis auf *C. riedeli* als Jugendexemplare anderer Arten erkannt (BUSSE 1970: 117; URLICHS & MUNDLOS 1990: 64; REIN 1999a). Da *C. muensteri* als Typusart von *C. „(Doloceratites)"* nun ein Synonym von *Ceratites spinosus* ist, entfällt diese Untergattung ebenfalls als Synonym (S. 31). Zwischen den ehemals zu dieser Untergattung gestellten Arten *Ceratites primitivus* RIEDEL, *C. pulcher* RIEDEL, *C. robustus* RIEDEL und *C. stolleyi* SUN aus der *atavus*- bis zur *robustus*-Zone einerseits sowie *Ceratites riedeli* STOLLEY aus der *enodis*-Zone andererseits fehlen bekanntlich vermittelnde Arten aus der *compressus*-, *evolutus*-, *spinosus*- und *postspinosus*-Zone. Für die beiden Gruppen, die dichotome Berippung bis zur Wohnkammer adulter Exemplare haben, müssten ersatzweise zwei weitere von SCHRAMMEN (1928) aufgestellte Gattungen als Untergattungen wieder eingeführt werden. Beide Gruppen sind aber morphologisch so ähnlich, dass sie nicht in zwei verschiedene Untergattungen gestellt werden können.

Auch bei der Abgrenzung von anderen Untergattungen bestanden Schwierigkeiten. So sind zwischen *Ceratites enodis*, Typusart von *C. „(Gymnoceratites)"* und *Ceratites dorsoplanus*, Typusart von *C. „(Discoceratites)"*, bis auf den erheblichen Größenunterschied keine wesentlichen morphologischen Unterschiede vorhanden, so dass zwei verschiedene Untergattungen für sie nicht gerechtfertigt sind. Ebenso ist die Abgrenzung der Untergattungen *Ceratites „(Acanthoceratites)"* und *C. „(Opheoceratites)"* unmöglich, da ein allmählicher Übergang von der Stammart *Ceratites evolutus* zur Tochterart *C. spinosus*, den beiden Typusarten dieser Untergattungen, in einem geringmächtigen stratigraphischen Bereich vorhanden ist. Außerdem sind die sichelförmigen Anwachsstreifen, die als typisch für die Untergattung *Progonoceratites* angesehen wurden (URLICHS & MUNDLOS 1980), kein Merkmal zur Unterscheidung von Untergattungen, da sie auch z. B. bei *Ceratites (Acanthoceratites) obesus*, *C. (A.) penndorfi* und *C. (Discoceratites) semipartitus* bei guter Erhaltung vorhanden sind (S. 15, 26, 30). Das Merkmal „gekerbte Sättel" fällt zur Unterscheidung von *Ceratites* und *Paraceratites (Progonoceratites)* ebenfalls weg, da es nicht nur bei *„Paraceratites (Progonoceratites)" atavus* und *„P. (Pr.)" flexuosus* (= *Ceratites*) vorkommt, sondern selten auch bei *Ceratites neolaevis* RIEDEL (1916, Taf. 3, Fig. 5 und URLICHS & MUNDLOS 1980: 18), *C. philippii* (Beleg GZG 338–49), *C. robustus* (siehe WENGER 1956, Taf. 12, Fig. 1, Abb. 1), *C. evolutus* (siehe RIEDEL 1916, Taf. 18, Fig. 5), *C. spinosus* (S. 35 und REIN 2004, Taf. 5) und bei *C. postspinosus* (S. 25). Außerdem ist bei *Ceratites atavus* und *Ceratites flexuosus* selbst unterschiedliche Ausprägung der Lobenlinie an ein und demselben Fundort vorhanden. So kommen bei beiden alle Übergänge zwischen Exemplaren mit vollständig gekerbten und mit glatten Sätteln, bei denen nur an den Sattelhälsen aufsteigender Zackung vorhanden ist, in einer einzigen Schicht vor (S. 44, 47).

Da wegen fließender Übergänge und fehlender Unterscheidungsmerkmale eine Trennung und Abgrenzung der oben genannten Untergattungen unmöglich ist, werden sie deshalb als subjektive Synonyme betrachtet und entfallen damit. Die übrigen von SCHRAMMEN (1928, 1934) eingeführten Gattungen wurden bereits von WENGER (1957) als Synonyme aufgeführt. Dieser Ansicht wird hier gefolgt.

Bemerkung zu den Synonymielisten. – Bei den Artbeschreibungen wurden lediglich Zitate in die Synonymielisten aufgenommen, wenn die abgebildeten Exemplare als Makro- (M) oder Mikrokonche (m) bzw. juvenile Exemplare identifi-

zierbar sind, oder wenn die Beschreibung einen Beitrag zur Kenntnis der betreffenden Art enthält. Zitate aus Lehrbüchern und populären Veröffentlichungen sowie Zitate von Reproduktionen aus älteren Arbeiten wurden weggelassen.

Ceratites semipartitus (Buch, 1849)

Taf. 1, Fig. 1–2, Abb. 3

1802 Ammonite mi-parti. – de Montfort, S. 302–303, Taf. 50, Fig. 1. – [Nomen nullum].
1824 Ammonite mi-parti. – Gaillardot, S. 488. – [Nomen nullum].
1828 *Ammonites semipartitus* (Schlotheim). – de Beaumont, S. 10. – [Nomen nudum].
1829 *Ammonites bipartitus* Gaillardot. – Brongniart, S. 421. – [Nomen nudum].
1831 *Ammonites bipartitus* Gaillardot. – Münster, S. 274. – [Nomen nudum].
1837 *Ammonites bipartitus* Gaillardot. – Bronn, S. 179–180. – [Homonym, non *Ammonites bipartitus* Zieten 1831].
v pars *1849 *Ammonites semipartitus* (Montfort 1802). – Buch, S. 9–13, Taf. 2, Fig. 5, Taf. 3, Fig. 1–2 [M], non Taf. 2, Fig. 2–3 [= *C. dorsoplanus*].
1852 *Ceratites semipartitus*. – Quenstedt, S. 352, Taf. 27, Fig. 5 [Sutur].
1854 *Ceratites semipartitus* Gaillardot. – Pictet, S. 661, Taf. 52, Fig. 7 [juv.].
1866 *Ceratites semipartitus*. – Quenstedt, S. 419, Taf. 35, Fig. 5 [Sutur].
1885 *Ceratites semipartitus*. – Quenstedt, S. 540, Taf. 42, Fig. 12 [Sutur].
v non 1879 *Ceratites semipartitus* Montf. sp. – Eck, S. 278–279, Taf. 4, Fig. 5 [Bruchstück = *C. dorsoplanus*].
v non 1898 *Ceratites semipartitus* Montf. sp. – Philippi, S. 201 [Bruchstück = *C. dorsoplanus*].
v non 1899 *Ceratites semipartitus* Montf. sp. – Philippi, S. 67–69, Abb. 1–2 [= *C. weyeri* Urlichs & Mundlos].
v 1901 *Ceratites semipartitus* Montf. sp. – Philippi, S. 421–425, Taf. 53, Fig. 1 [juv.], Taf. 54, Fig. 1 [m], Abb. 15.
v non 1910 C. *semipartitus* Montf. – Haarmann, S. 99, Taf. 1, Fig. 2 [Bruchstück = *C. dorsoplanus*; aufbewahrt im Inst. für Angewandte Geowissenschaften TU Berlin].
1916 *Ceratites semipartitus* Montf. – Riedel, S. 63–65.
1934 *Discoceratites semipartitus* (Montfort), v. Buch sp. – Spath, S. 492–493, Abb. 159 [juv.].
1939 *Ceratites semipartitus* forma *ornatus* und forma *glaber*. – Geisler, S. 237.
v pars 1951 *Ceratites semipartitus* (Buch). – Penndorf, S. 16, Taf. 3, Fig. 14 [m], Taf. 6, Fig. 39–40 [juv.], non Taf. 5, Fig. 35, Taf. 6, Fig. 36 [= *C. meissnerianus* Penndorf].
v 1957 *C. (Discoceratites) semipartitus* (Montfort). – Wenger, S. 94, Taf. 20, Fig. 2 [juv.].
1966 *C. semipartitus*. – Wunderlich, Abb. 2 [Querschnitt].
v 1968 *Ceratites semipartitus* (de Montfort 1802) emend. von Buch 1849. – Meischner, S. 157–158, Abb. 1 [M].
1975 *Ceratites (Discoceratites) semipartitus* Montfort. – Müller, Taf. 3, Fig. 2 [Innenwindungen].
v 1986 *Ceratites (Discoceratites) meissnerianus* Penndorf. – Henz et al., S. 150–52, Taf. 7 [M].
1991 *Ceratites (Discoc.) semipartitus* Montf. – Rein, S. 66, Abb. 13–14 [juv.].

Lectotypus: Das Original zu Buch (1849, Taf. 3, Fig. 1–2) wurde von Spath (1934: 492) zum Lectotypus designiert (MB C.971), hier erneut abgebildet auf Taf. 1, Fig. 2. Einige Paralectotypen aus der Coll. Buch (MB C.1109, 7420, 7430) gehören zu *C. semipartitus*. Bei drei anderen handelt es sich um *C. levalloisi* (MB C.972) und um *C. dorsoplanus* (MB C.970, C.3892).

Der Lectotypus wurde von Buch (1849) bis auf den mit Sediment verdeckten Nabel sehr gut abgebildet, was Anzahl, Form und Abstand der Loben sowie Form und Anzahl der Wulstrippen auf der Wohnkammer betrifft. Der Nabel ist aber zu weit gezeichnet, und die Su-

tur ist dort frei ergänzt. Der Nabel wurde (mit schriftl. Erlaubnis von Dr. H. JAEGER †) freigelegt. Am Phragmokon-Ende beträgt die relative Nabelweite (NW2) 12,6% und auf der Wohnkammermitte (NW1) 14,2%. Die Lateralwülste sind auf der abgebildeten Wohnkammerseite stark angelöst, wodurch sie nur als flach wellenförmige Reste erhalten sind. Auf der anderen Flanke ist die Wohnkammer unvollständig mit Sediment verfüllt, weshalb hier die ehemals vorhandene Skulptur nicht überliefert ist. Es handelt es sich um einen Makrokonch mit Nabelegression, Alterslobendrängung, Skulpturänderung am Wohnkammerbeginn und Skulpturreduktion am Wohnkammerende.

Locus typicus: Lunéville/Lothringen.

Stratum typicum: Nach GAILLARDOT (1824: 488) „Calcaire Coquillier où se trouve des Térébratules lissés" = Terebratelregion des Oberen Muschelkalks, die der Oberen Terebratelbank und jüngeren Schichten Baden-Württembergs entspricht. Der NW2-Messwert fällt in die Variationsbreite der Makrokonche aus dem Bairdienton und in den Bereich der Standardabweichung der Makrokonche aus der Oberen Terebratelbank (Abb. 3). Wegen des kleinen Durchmessers stammt der Lectotypus vermutlich aus Äquivalenten der Oberen Terebratelbank Baden-Württembergs.

Allotypus: Der von PHILIPPI (1901, Taf. 53, Fig. 1) abgebildete Mikrokonch wird zum Allotypus designiert (GZG 392–9), hier erneut abgebildet auf Taf. 1, Fig. 1. Der Messwert NW2 = 12,3% bei D2 = 13,9 cm liegt am Rand der Variationsbreite der Mikrokonche aus dem Bairdienton (Abb. 3).

Locus typicus: Rehainviller/Lothringen.

Stratum typicum: Obere Semipartitus-Schichten nach PHILIPPI (1901). Später wurde hierfür von RIEDEL (1916) die *semipartitus*-Zone eingeführt. Wegen des kleinen Phragmokon-Durchmessers stammt der Allotypus vermutlich wie der Lectotypus aus Äquivalenten der Oberen Terebratelbank.

Material (vermessen): 25 Makro-, 6 Mikrokonche und 28 juvenile Exemplare aus dem Bairdienton und 11 Makrokonche aus der Oberen Terebratelbank von verschiedenen Fundpunkten aus Nordwürttemberg und Nordbaden (GPIH K.7485–7487, 8190, 2 Exemplare ohne Nr.; GZG 0,010.018–019; IGPT 1067/39, 52–53, 66–67; MB C.1109, 1126, 1858, 7432, 7434; MHI 1246/1–8; SMNK trm 3015, 3021; SMNS 11525, 20315, 21080/1–3, 25390–25393, 25394/1–4, 25423/1–2, 26680, 26834, 27600, 75314, 75315/1–3, 75316; 19 Exemplare aus Privatsammlungen).

Maße: Siehe Tab. 3.

Beschreibung. – Der Phragmokon ist oxycon, involut. Ein wesentliches Merkmal ist die Stellung des Externlobus: Er greift von den frühen Innenwindungen bis zum Phragmokon-Ende adulter Exemplare deutlich auf die Flanke über. Die Nabelweite nimmt im Verlauf der Ontogenie geringfügig zu (Tab. 3, Spalte NW1 und NW2). Auf den Innenwindungen bis etwa 12 cm Durchmesser ist eine flache, bis zu 0,5 cm breite Ventralseite zwischen den deutlichen Marginalkanten vorhanden. Ab diesem Durchmesser ist sie als zugeschärfter Kiel bis zum Wohnkammerbeginn adulter Exemplare ausgebildet. Der Querschnitt des Phragmokons ist lanzettlich mit flach gewölbten Flanken und mit der größten Breite auf der Flankenmitte. Bei den vermessenen Exemplaren schwankt der Querschnittswert erheblich (Tab. 3, Spalte Q1 und Q2). Wahrscheinlich sind hierbei auch unmerklich verdrückte Exemplare erfasst worden, weshalb keine Mittelwerte errechnet wurden. Die höchsten Werte kommen vermutlich dem ursprünglichen Querschnitt am nächsten. Bei juvenilen Makrokonchen sind bis 10 cm Durchmesser flache, prokline, gerade Wulstrippen vorhanden, die vom Umbilikalrand bis etwas über die Flankenmitte reichen. Bei Mikrokonchen verschwinden diese Rippen bereits bei 7 cm Durchmesser. Ab diesem Durchmesser befinden sich auf den Marginalkanten längsovale Marginalknötchen. Bei Makrokonchen stehen sie weit auseinander, und bei Mikrokonchen sind sie dicht

gedrängt. Von da ab sind die Ventralseite und die Phragmokon-Flanken bis auf Anwachsstreifen glatt. Die Anwachsstreifen verlaufen bei einem Mikrokonch (SMNS 75315/2) von der Naht bis zum Umbilikalrand mit ca. 45° nach hinten, biegen dort in einen flachen retroversen Bogen um und knicken auf der Flankenmitte sichelförmig nach hinten ab. Die Skulptur der Makrokonche wechselt von glatt auf dem Phragmokon zu 6–7 kräftigen Wulstrippen auf der Wohnkammer. Außerdem verändert sich der Querschnitt von lanzettlich auf dem Phragmokon zu hochoval, aufgebläht auf der Wohnkammer mit knapp gerundeter Ventralseite (z.B. BUCH 1849, Taf. 3, Fig. 1–2). Die Mikrokonche behalten hingegen die glatten Flanken und abgeschwächt auch die zugeschärfte Ventralseite auf der Wohnkammer bei (PHILIPPI 1901, Taf. 54, Fig. 1). Mikrokonche sind wesentlich seltener, wie anhand von Sammlungsmaterial festgestellt und bei Neuaufsammlungen bestätigt wurde.

Die Exemplare aus der Oberen Terebratelbank und dem unteren Bairdienton (bis 0,35 m über der Oberen Terebratelbank) sind durchschnittlich etwas kleiner und weitnabeliger (Tab. 3). Die Exemplare aus dem oberen Bairdienton (0,40 m über der Oberen Terebratelbank und höher) aus Nordwürttemberg wurden zusammen ausgewertet. (Der Bairdienton ist je nach Fundort unterschiedlich mächtig, 0,75 m in Berlichingen und 1,8 m in Unterohrn.) Die Adulten weisen Alterslobendrängung und Nabelegression, die Makrokonche zusätzlich variocostate Skulptur auf. Die Nabelegression ließ sich jedoch wegen zu weniger Messwerte auf der Wohnkammer (= N1) statistisch nicht nachweisen. Die relative Nabelweite am Phragmokon-Ende (= N2) nimmt im Verlauf der Ontogenie geringfügig zu (Abb. 3, Tab. 3). Bei den Adulten sind zwei Maxima des Phragmokon-Durchmessers, die Makro- und die Mikrokonche, mit einer kleinen Lücke dazwischen vorhanden (Tab. 3, Taf. 1, Fig. 1–2). Der Mittelwert des Phragmokon-Durchmessers der Exemplare aus dem oberen Teil des Bairdientons ist bei den Mikrokonchen mit D2 = 17,9±1,9 cm um 28% kleiner als der bei Makrokonchen mit D2 = 24,8±2,4 cm (Tab. 3). Die große Variationsbreite des Phragmokon-Durchmessers adulter Exemplare ist z.T. durch eine unterschiedliche Anzahl gedrängter Septen verursacht. So weisen kleine Makrokonche 2–3 gedrängte Septen und größere bis zu 9 auf. Die Makrokonche aus Nordwürttemberg erreichen bis zu 29 cm und die aus Unterfranken sogar bis zu 31 cm Phragmokon-Durchmesser.

Beziehungen. – *Ceratites semipartitus* unterscheidet sich von *C. dorsoplanus* PHILIPPI durch zugeschärfte Ventralseite und geringere relative Nabelweite, von *C. meissnerianus* PENNDORF und *C. levalloisi* BENECKE ebenfalls durch zugeschärfte Ventralseite, durch glatte Flanken bis zum Phragmokon-Ende und um 3–4% geringere relativer Nabelweite.

Vorkommen: Unter-Ladinium, *semipartitus*-Zone von Elsass, Lothringen, Nordbaden, Württemberg (Obere Terebratelbank bis in den Tonstein des Bairdientons in Nordwürttemberg (Abb. 1) und 0,30 m unter der Keupergrenze in Südwürttemberg, WARTH 1977), Unterfranken (Obere Terebratelbank bis Ostracodenton), Oberfranken, Nordhessen, Niedersachsen (bis zum Harzrand bei Gandersheim nach Norden). Die stratigraphisch ältesten Neufunde stammen meistens von der Dachfläche der Oberen Terebratelbank. Lediglich in Satteldorf bei Crailsheim wurden Exemplare 0,3 m unter der Oberkante der Oberen Terebratelbank gefunden. Bei den von WAGNER (1913) aufgeführten Exemplaren aus stratigraphisch älteren Bänken, z.B. aus der Hauptterebratelbank, handelt es sich entweder um verdrückte Exemplare von *C. dorsoplanus*, wie in einem Fall anhand des Belegexemplars festgestellt wurde, oder es liegen Verwechslungen der Etiketten vor.

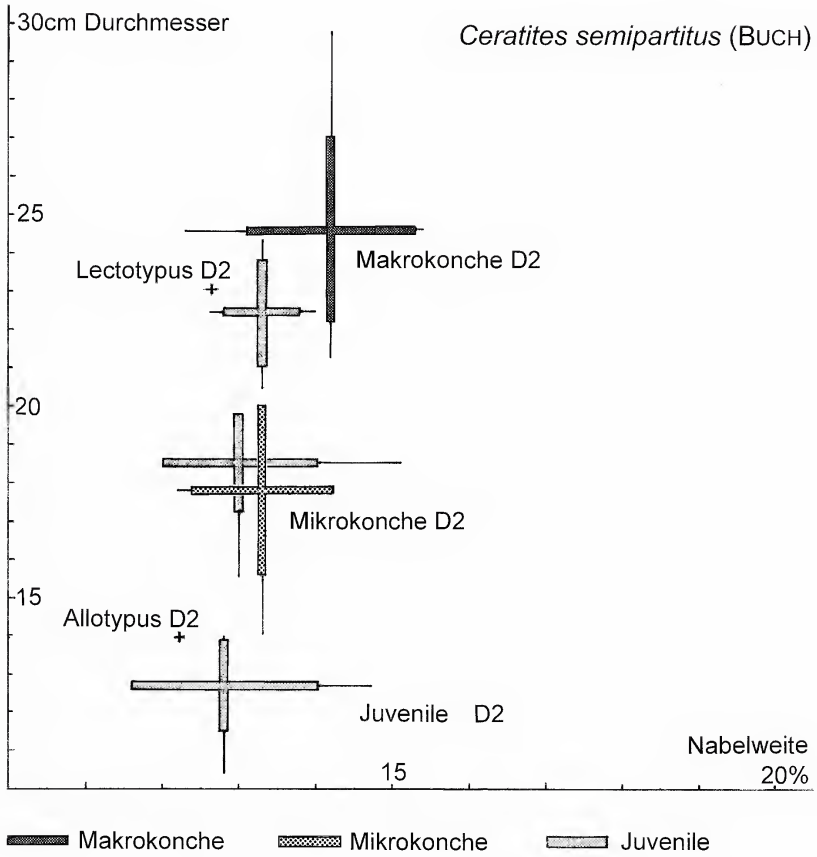


Abb. 3. Allometrische Zunahme der relativen Nabelweite bei *Ceratites semipartitus* (BUCH), *semipartitus*-Zone, verschiedene Fundorte aus Nordwürttemberg. Senkrechter und horizontaler Balken: Standardabweichung, senkrechter und horizontaler Strich: Variationsbreite. Maße und vermessene Exemplare: Tab. 3.

Ceratites dorsoplanus PHILIPPI, 1901

Taf. 2, Fig. 1–3, Taf. 3, Fig. 1–3, Abb. 4

v pars 1849 *Ammonites semipartitus* (MONTFORT 1802). – BUCH, Taf. 2, Fig. 2–3 [juv.]; non S. 9–13, Taf. 2, Fig. 5, Taf. 3, Fig. 1–2 [= *C. semipartitus*].

v 1879 *Ceratites semipartitus* MONTF. sp. – ECK, S. 276–279, Taf. 4, Fig. 5 [Bruchstück mit Außenende des Externsattels an der Marginalkante].

v 1898 *Ceratites semipartitus* MONTF. sp. – PHILIPPI, S. 201 [Bruchstück mit Außenende des Externsattels an der Marginalkante].

v pars *1901 *Ceratites dorsoplanus* n. sp. - PHILIPPI, S. 419–421, Taf. 50, Fig. 2 [juv.], Taf. 51, Fig. 2 [juv.], Taf. 52, Fig. 1 [m], Abb. 15, non Taf. 51, Fig. 1, 3 [= *C. levalloisi* BENECKE].

v 1910 *Ceratites semipartitus* MONTF. – HAARMANN, S. 99, Taf. 1, Fig. 2 [Bruchstück; aufbewahrt im Inst. Angew. Geowiss. TU Berlin].

1911 *Ceratites dorsoplanus* α und β. – BENECKE, S. 595.

1914 *Ceratites dorsoplanus*. – BENECKE, S. 95–96.

1916 *Ceratites dorsoplanus* α und β (PHIL.) BENECKE. – RIEDEL, S. 61–62.

1927 *Ceratites Dorsoplanus*. – DOBLER, S. 1057–1059, Abb. 1–5 [M]. – [Zerbrochene

und verdrückte Bruchstücke der letzten Phragmokon-Kammer wurden irrtümlich als Weichteilreste gedeutet].

v 1934 *Discoceratites dorsoplanus* (PHILIPPI). – SPATH, S. 491.
1939 *Ceratites dorsoplanus* forma *ornatus* und forma *glaber*. – GEISLER, S. 237.
1947 *Ceratites intermedius* PHIL. em. BEN. – WEBER & KUBALD, Taf. 3, Fig. 6, Taf. 4, Fig. 7 [juv.].
v pars 1951 *Ceratites dorsoplanus* PHILIPPI Form α BENECKE. – PENNDORF, S. 15, Taf. 2, Fig. 11–12 [m]; non Taf. 5, Fig. 30–31 [= *C. levalloisi* BENECKE].
v pars 1951 *Ceratites dorsoplanus* PHILIPPI Form β BENECKE. – PENNDORF, S. 15–16, Taf. 3, Fig. 13 [M]; non Taf. 5, Fig. 32–34 [= *C. levalloisi* BENECKE].
v pars 1951 *Ceratites intermedius* PHILIPPI 1901. – PENNDORF, Taf. 2, Fig. 7 [M]; non S. 15, Taf. 5, Fig. 29 [= *C. levalloisi* BENECKE].
? 1954 *Ceratites dorsoplanus*. – WEISS, Taf. 1, Fig. 1 [M].
v 1956 *Ceratites dorsoplanus*. – WENGER, S. 226–227, Taf. 12, Fig. 3 [juv.].
v 1957 *C. (Discoceratites) dorsoplanus* PHILIPPI s. c. – WENGER, S. 93, Taf. 19, Fig. 1 [juv.].
v 1957 *C. (Discoceratites) intermedius* PHILIPPI. – WENGER, S. 92, Taf. 17, Fig. 4 [juv.].
v non 1957 *Ceratites dorsoplanus? parvus* n. subsp. – WENGER, S. 94, Taf. 19, Fig. 4 [= *C. laevis* PHILIPPI].
v 1966 *C. dorsoplanus*. – SEILACHER, Abb. 2 [juv.].
v 1966 *C. dorsoplanus*. – WUNDERLICH, Abb. 2 [Querschnitt].
v 1973 *Ceratites meissnerianus* PENNDORF. – DACHROTH, S. 389–393, Abb. 1 [M], Abb. 2 [juv.]; vidi: Abb. 1.
non 1973 *Discoceratites* aff. *dorsoplanus* PHILIPPI. – MAUBEUGE, S. 2, Abb. 3 [= *Germanonautilus suevicus* PHILIPPI].
1975 *Ceratites (Discoceratites) dorsoplanus* PHILIPPI. – MÜLLER, S. 73–74, Abb. 1–2, Taf. 1, Fig. 2 [Innenwindung].
v 1975 *Ceratites dorsoplanus*. – SEILACHER, Abb. 8 links [juv.]. – [= Orig. WENGER 1957, Taf. 19, Fig. 1]
1991 *Ceratites (Discoc.) dorsoplanus* PHIL. – REIN, S. 65, Abb. 11–12 [juv.].
v 1993 *Ceratites dorsoplanus* juv. – REIN, S. 10, Taf. 1, Fig. 3 [juv.]. – [1993a].
1997 *Ceratites dorsoplanus* juv. (PHILIPPI). – REIN, S. 202, Abb. 6, 8–9 [juv.].
1997 *Ceratites weyeri* (URLICHS & MUNDLOS). – REIN, S. 201, Abb. 4 [M], 7 [M].
2001 *Ceratites dorsoplanus*. – REIN, Taf. 4, Fig. 3a [juv.].
v 2004 *Ceratites* (*Discoceratites*) *dorsoplanus* PHILIPPI, 1901. – KLUG et al., Abb. 3 [juv.].

Lectotypus: Das Original zu PHILIPPI (1901, Taf. 52, Fig. 1 = *C. dorsoplanus* α bei BENECKE 1911) wurde von SPATH (1934: 491) zum Lectotypus designiert (GZG 392–7), hier erneut abgebildet auf Taf. 3, Fig. 1. Die Paralectotypen (MB C.789, 970, 1025, 1125, 1164, 7394–7395, 7398, 7400–7405, 7411, 7417) stammen vor allem vom Meißner und aus der Göttinger Gegend.

Der engnabelige Lectotypus hat eine schmale, flache, zur Wohnkammer hin breiter werdende Ventralseite, gleichmäßig gewölbte, glatte Flanken, gerundete Nabelkanten, senkrechten Nabeleinfall und deutliche Marginalkanten mit kleinen Marginalknoten. Der Nabel egrediert am Wohnkammerende deutlich. Am Wohnkammerbeginn sind einige flache, sichelförmige Anwachsstreifen auf den Flanken vorhanden. Auf der letzten halben Phragmokon-Windung befinden sich 20 Septen, wovon die letzten beiden schwach gedrängt sind. Die Marginalknoten stehen auf Phragmokon und Wohnkammer eng beieinander und zwar 20 auf der letzten halben Phragmokon-Windung. Wegen dicht stehender Marginalknoten, glatter Wohnkammerflanken und wegen geringer Größe handelt es sich um einen Mikrokonch. Beide Flanken sind mit großen, meist zur Mündung hin orientierten *Placunopsis*-Exemplaren bewachsen. Maße: D1 = 17,0 cm, NW1 = 15,3%, D2 = 13,7 cm, NW2 = 13,9%.

Locus typicus: Lautenbach am Meißner/Nordhessen.

Stratum typicum: Nach PHILIPPI (1901) untere Semipartitus-Schichten, für die RIEDEL (1916) die *dorsoplanus*-Zone einführte. Der Lectotypus fällt in die Standardabweichung der Mikrokonche aus den Dolomitischen Mergeln γ und der Hauptterebratelbank Württembergs (Abb. 4). Deshalb stammt er wahrscheinlich aus diesem stratigraphischen Bereich.

Allotypus: Aus den Paralectotypen wird ein Makrokonch aus der Typusregion (MB C.1125), ein Beleg zu PHILIPPI (1901: 421), zum Allotypus designiert (Taf. 3, Fig. 3). Maße: D2 = 18,5 cm, NW2 = 15,7%, Q2 = 71%, Q1 = 80%.

Locus typicus: Wilhelmstollen am Meißner/Nordhessen.

Stratum typicum: *Dorsoplanus*-Zone (Profil PENNDORF 1951, Abb. 1). Da der Messwert der relativen Nabelweite NW2 mitten in der Standardabweichung des Materials aus den Dolomitischen Mergeln γ und der Hauptterebratelbank liegt (Abb. 4), stammt der Allotypus, wie der Lectotypus, vermutlich aus vergleichbarem Niveau.

Material (vermessen): 160 Exemplare aus den Dolomitischen Mergeln α bis zur Oberen Terebratelbank von verschiedenen Fundpunkten aus Nordwürttemberg und Nordbaden (GPIH K.6687, 7498, 7500, 8329; IGPT 1067/36, 45–51, 65; MHI 1245/1–23; SMNK trm 37, 67, 2099, 3000, 3343, 3344; SMNS 9738, 11615, 13070, 13581/2, 15034/3, 17573, 17872/1, 18277, 18364, 18996/3–5, 24448, 24915, 25365, 25388, 25389, 25395, 25400/1–10, 25407/1–11, 25409/1–49, 25422/1–5, 24915, 75308–75313; 20 Exemplare aus Privatsammlungen).

Maße: Siehe Tab. 3.

Beschreibung. – Das oxycone, involute Gehäuse hat eine abgeflachte Ventralseite, die durch Marginalkanten von den flach gewölbten Flanken getrennt ist. Die relative Nabelweite nimmt im Verlauf der Ontogenie geringfügig bei Makro- und Mikrokonchen zu (Abb. 4, Tab. 3, Spalte NW1 und NW2). Der Windungsquerschnitt ist auf dem Phragmokon hochoval mit größter Breite auf der Flankenmitte. Bei guter Erhaltung sind weit bis dicht nebeneinander stehende Marginalknoten vorhanden. Auf den Innenwindungen bis etwa 7 cm Durchmesser befinden sich pro halbe Windung 7 schmale, prokline Wulstrippen, die vom Umbilikalrand bis etwas über die Flankenmitte reichen. Ab diesem Durchmesser sind bei guter Erhaltung auf dem Phragmokon und selten auch auf der Wohnkammer schwach sichelförmige Anwachsstreifen vorhanden. Die Anwachsstreifen verlaufen bei einem Exemplar mit nahezu vollständiger, 170° umfassender Wohnkammer (Taf. 2, Fig. 3) von der Naht mit etwa 45° nach hinten geneigt, biegen am Umbilikalrand in radiale Richtung um, verlaufen bis zur Flankenmitte in einem schwach retroversen, flachen Bogen und biegen schwach sichelförmig nach hinten ab und am Ventralrand stark porvers in ein Rostrum um. Bei drei Makrokonchen mit der schwarzen Schicht vor der Mündung umfasst die Wohnkammer 180° (KLUG et al. 2004, Abb. 3). Der Externsattel berührt die Marginalkante oder greift etwas auf die Externseite über.

Die adulten Exemplare weisen Alterslobendrängung, variocostate Berippung und Nabelegression auf. Die Nabelegression ließ sich durch etwas größere relative Nabelweite und kleinere Scheibenzunahme auf der Wohnkammer im Vergleich zum Phragmokon-Ende nachweisen. Dabei sind zwei Größenmaxima vorhanden (Abb. 4, Tab. 3), die dem Makro- bzw. dem Mikrokonch entsprechen. Bei Makrokonchen (= *Ceratites dorsoplanus* β bei BENECKE 1911: 595) sind am Phragmokon-Ende drei flachwellige Wulstrippen vorhanden, die in flachen, runden Marginalknoten enden (Taf. 2, Fig. 3, Taf. 3, Fig. 3). Die Alterswohnkammer ist aufgebläht, hochoval mit knapp gerundeter Ventralseite und mit 5–6 kräftigen Wulstrippen auf der Flanke, die in einem flachen runden ventrolateralen Knoten enden. Am Wohnkammerende schwächen sich diese Rippen ab. Bei Mikrokonchen (= *Ceratites dorsoplanus* α) ist die Flankenmitte stärker gewölbt, die Alterswohnkammer glatt, und die Marginalkanten reichen abgeschwächt bis auf die Wohnkammer (Taf. 2, Fig. 1, Taf. 3, Fig. 1). Bei Makrokonchen sind die länglichen Knoten auf den Marginalkanten groß und stehen weit auseinander, bei Mikrokonchen sind sie klein und dicht gedrängt. Bei ersteren sind 11–15 Knoten auf der letzten halben Phragmokon-Windung und

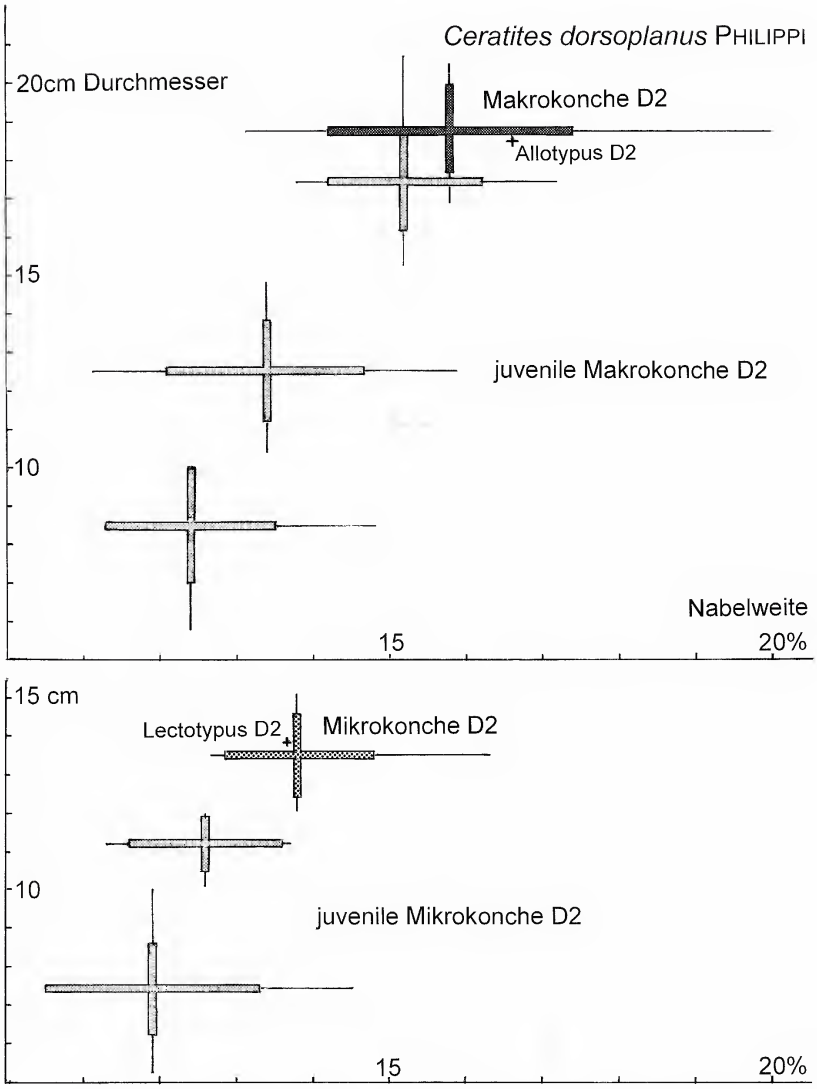


Abb. 4. Allometrische Zunahme der relativen Nabelweite bei *Ceratites dorsoplanus* PHILIPPI, *dorsoplanus*-Zone, verschiedene Fundorte aus Nordwürttemberg, oben: Makrokonche, unten Mikrokonche. Legende siehe Abb. 3, Maße und vermessene Exemplare: Tab. 3.

bei letzteren 18–20 vorhanden. Dieser Unterschied tritt bei Makro- und Mikrokonchen bereits bei etwa 5 bzw. 4 cm Durchmesser auf. Das entspricht etwa einer Windung vor dem Phragmokon-Ende (Taf. 2, Fig. 2, Taf. 3, Fig. 2). Außerdem stehen die Septen bei Mikrokonchen auf den Innenwindungen wesentlich dichter als bei Makrokonchen. Dies ist damit der einzige Fall innerhalb der untersuchten Arten, bei dem bereits bei juvenilen Exemplaren Makro- und Mikrokonch unterschieden werden können (Tab. 3).

Aus den Dolomitischen Mergeln γ und der Hauptterebratelbank Nordwürttembergs standen ausreichend horizontierte Exemplare für eine statistische Auswertung

zur Verfügung. Die Mächtigkeit dieser Schichten beträgt bei Gundelsheim 1,35 m und bei Nitzenhausen 0,85 m. Bei Material aus diesen Schichten beträgt der Mittelwert des Phragmokon-Durchmessers bei Mikrokonchen D2 = 13,5±1,1 cm und bei Makrokonchen D2 = 18,7±1,2 cm (Tab. 3). Der Mittelwert des Phragmokon-Durchmessers von Mikrokonchen ist um etwa 28% kleiner als derjenige von Makrokonchen. Mikrokonche sind in den Sammlungen seltener als Makrokonche. Hierbei kann es sich nicht um eine Verfälschung durch gezielte Aufsammlungen von Makronchen handeln, da bei Neuaufsammlungen dasselbe Verhältnis gefunden wurde.

Die Makrokonche von *Ceratites dorsoplanus* aus den stratigraphisch jüngeren Schichten, den Gelben Mergeln α–γ und der Oberen Terebratelbank, sind größer. Aus der Oberen Terebratelbank erreichen sie, ähnlich wie bei *C. semipartitus* aus den Fränkischen Grenzschichten, bis zu 26 cm Phragmokon-Durchmesser. Sie haben einen schmäleren Querschnitt; vor allem ist die flache Ventralfläche schmäler. Die stratigraphisch ältesten Exemplare aus den Dolomitischen Mergeln α und β sind dagegen mit 15,6–16,3 cm Phragmokon-Durchmesser deutlich kleiner, haben einen breiteren Querschnitt, eine breitere Ventralfläche und etwas größere relative Nabelweite (NW2 = 14,4–16,7%) als die Exemplare aus den Dolomitischen Mergeln γ und der Hauptterebratelbank.

Beziehungen. – Der kleinere *Ceratites weyeri* Urlichs & Mundlos (= *C. intermedius* Philippi) unterscheidet sich durch breiteren Querschnitt, vor allem breitere Externseite, stärker aufgeblähte Flanken, geringfügig größere relative Nabelweite und kräftigere Wülste auf der Wohnkammer. *C. semipartitus* hat etwas geringere relative Nabelweite und eine zugeschärfte Ventralseite. *C. levalloisi* Benecke und *C. meissnerianus* Penndorf sind durch dichotom berippte Flanken bis zum Wohnkammer-Ende und deutlich größere relative Nabelweite charakterisiert.

Vorkommen: Unter-Ladinium, *dorsoplanus*-Zone aus Nordwürttemberg und Nordbaden (Dolomitische Mergel α bis in die Obere Terebratelbank von zahlreichen Fundpunkten in Nordwürttemberg bis nach Stuttgart im Süden, Abb. 1), aus Elsass, Lothringen, Saarland, Hessen (Meißner), Unter- und Oberfranken, Thüringen, Niedersachsen (nördlicher Harzrand, Göttingen, Weserbergland und Helgoland) und Nordrhein-Westfalen. In Satteldorf bei Crailsheim wurde die vorliegende Art bis knapp unter die Oberkante der Oberen Terebratelbank nachgewiesen.

Ceratites enodis (Quenstedt, 1845)

Taf. 4, Fig. 1–4, Abb. 5

v	*1845	*Ammonites enodis.* – Quenstedt, S. 70, Taf. 3, Fig. 15 [M].
v	1852	*Ceratites enodis.* – Quenstedt, S. 352, Taf. 27, Fig. 4 [Sutur].
v	1861	*Ceratites enodis* Quenstedt. – Seebach, S. 649–650.
v	1866	*Ceratites enodis.* – Quenstedt, S. 419, Taf. 35, Fig. 4 [Sutur].
v	1885	*Ceratites enodis.* – Quenstedt, S. 540, Taf. 52, Fig. 11 [Sutur].
v	1901	*Ceratites enodis* Quenstedt. – Philippi, S. 406–408, Taf. 44, Fig. 1 [M], 3 [m].
	1916	*Ceratites enodis* Quenst. – Riedel, S. 44, Taf. 11, Fig. 1 [M].
v non	1928	*Ceratites enodis* Quenstedt. – Sun, S. 14, Taf. 1, Fig. 7 [= *C. philippii* Riedel].
	1934	*Balioceratites obsoletus* n. sp. – Schrammen, S. 436, Taf. 26, Fig. 1 [m]. – [Nomen nudum].
	1934	*Ceratites enodis* Quenstedt. – Spath, S. 480–481.
	1939	*Ceratites enodis* forma *glaber*. – Geisler, S. 237, Taf. 6, Fig. 2 [m].
	1943	*Ceratites enodis* Quenst. – Rothe, S. 144, Taf. 2, Fig. 8 [M].
v	1951	*Ceratites enodis* Quenstedt. – Penndorf, S. 8, Taf. 1, Fig. 5 [M].
	1955	*Ceratites enodis* Quenstedt. – Rothe, S. 301.
	1955	*Ceratites postlaevis* n. sp. – Rothe, S. 299–300, Taf. 6, Fig. 20 [juv.]

v 1957 *Ceratites (Progonoceratites) enodis* QUENSTEDT. – WENGER, S. 81–82, Taf. 11, Fig. 8–9 [juv.].
v non 1957 *Ceratites (Progonoceratites)* cf. *enodis* QUENSTEDT. – WENGER, S. 101, Taf. 19, Fig. 2 [juv. = *C. obesus*?].
v 1966 *C. enodis*. – SEILACHER, S. 484–485, Abb. 3, Taf. 44 [juv.].
1970 *Ceratites (Progonoceratites) enodis* QUENSTEDT. – MÜLLER, S. 376, Taf. 1, Fig. 1–2 = Taf. 2, Fig. 1–2 = Abb. 2, 5–6 [m]. – [1970c].
1975 *Ceratites (Gymnoceratites) enodis* QUENSTEDT. – MÜLLER, Abb. 10, Taf. 2, Fig. 2 [m], Taf. 3, Fig. 1 [m].
1982 *Progonoceratites enodis* (QUENSTEDT, 1849). – DURINGER, Taf. 2, Fig. 4 [juv.].
v 1987 *Ceratites (Gymnoceratites) enodis* (QUENSTEDT). – URLICHS & MUNDLOS, S. 30–31, Abb. 15 [M = Holotypus zu QUENSTEDT 1845, Taf. 3, Fig. 15]. – [1987a].
v 1987 *C.* (*Gy.*) *enodis* QUENSTEDT. – REIN, Abb. 2.
v 1988 Gruppe „E". – REIN, S. 105–106, Abb. 4–5. – [1988a].
v 1988 *Ceratites enodis* QUENSTEDT. – REIN, S. 73, Taf. 5, Fig. 13 [juv.]. – [1988b].
1990 *Ceratites postlaevis* ROTHE. – REIN, S. 22, Abb. 1 [juv.].
1994 *Ceratites enodis* QUENST. – REIN, S. 85, Abb. 1, 5 [juv.].
2000 *Ceratites enodis*. – REIN & OCKERT, Abb. 10b [juv.], 13.
2000 *Ceratites sp.*, „E" Typ, cf. *enodis*. – REIN & OCKERT, Abb. 6a–b, 9a, 10b [juv.].
v 2004 *Ceratites enodis* QUENSTEDT, 1849. – KLUG, Abb. 5 [M].

Holotypus (durch Monotypie): Original zu QUENSTEDT (1845, Taf. 3, Fig. 15, erneut abgebildet von URLICHS & MUNDLOS 1987a, Abb. 15) (IGPT, ohne Nr). Der Holotypus ist ein Makrokonch mit 9,7 cm Phragmokon-Durchmesser und 28,8% relativer Nabelweite, sowie mit deutlicher Nabelegression und Alterslobendrängung.

Locus typicus: Neinstedt bei Quedlinburg/Sachsen-Anhalt.

Stratum typicum: Unbekannt, vermutlich Bereich der Cycloidesbank, die nach RIEDEL (1916: 51) bei Neinstedt ausgebildet ist. Der Messwert NW2 fällt in die Variationsbreite der vermessenen Makrokonche (Abb. 5). Die vermessenen Exemplare stammen aus Schichten unter der Cycloidesbank. Das Hauptvorkommen ist in Thüringen, Unterfranken und im nördlichen Baden-Württemberg knapp unter und knapp über der Cycloidesbank γ.

Allotypus: Da aus der Typusgegend – vom nördlichen Harzrand – kein geeignetes Exemplar vorliegt, wird kein Allotypus designiert.

Material (vermessen): 52 Makro-, 17 Mikrokonche und 42 juvenile Exemplare. Hierbei handelt es sich großenteils um Belegmaterial zu REIN (1988a). Das in den meisten Fällen von Steinbrucharbeitern erworbene Material (REIN 1988a: 103) ist keine quantitative Aufsammlung (IGPT 1 Exemplar ohne Nr.; MB C.7226–7227, 7231; MNG 2, 105, 5501, 5524, 5541; NKME 1926/45–46, 48–53, 64, 69, 123, 134–135; 1935/20; 1939/185–186, 189, 191; 1943/26, 29, 34, 119; 1984/132, 133, 157, 161, 166, 212; 1985/2, 5, 18, 22, 27, 44, 46, 48–50, 53, 57, 59–60, 76–77, 109, 118, 149, 152, 167, 173, 177, 186–187, 190, 248, 258, 259, 286–287, 336, 349–350, 353, 356, 397, 399, 408, 414, 420, 434, 438, 449, 463, 468–469, 471, 474, 485, 510, 513, 518, 521, 523–524, 533, 536, 544, 546, 548–549, 557, 588, 612; SMNK 3 Exemplare ohne Nr.; SMNS 9096; 5 Exemplare aus Privatsammlungen).

Maße: Siehe Tab. 3.

Beschreibung. – Die Exemplare aus der Erfurter Umgebung, die nach REIN (1988a) aus dem durchschnittlich 0,65 m mächtigen Tonstein unter der Cycloidesbank (= Cycloidesbank γ in Baden-Württemberg) stammen, sind scheibenförmig platycon. Die relative Nabelweite ist im frühontogenetischen Stadium schwach involut und nimmt bis zu Adulten zu mäßig evolut zu (Abb. 5, Tab. 3). Der Nabeleinfall ist bei juvenilen Exemplaren senkrecht, bei adulten überhängend. Der Nabelrand ist knapp gerundet. Der Windungsquerschnitt ist hochoval mit deutlich gewölbter Ventralseite, schwach aufgeblähten Flanken und schwachen Marginal-

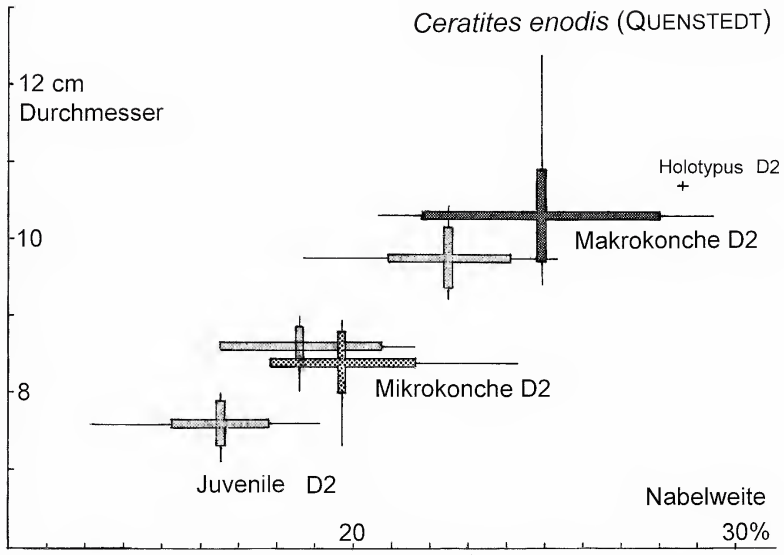


Abb. 5. Allometrische Zunahme der relativen Nabelweite bei *Ceratites enodis* (QUENSTEDT), *enodis*-Zone, Erfurt/Thüringen. Legende siehe Abb. 3, Maße und vermessene Exemplare: Tab. 3.

kanten bis 6,5–7,5 cm Durchmesser. Die Septen verlaufen meistens retrovers, selten radial.

Die Skulptur ist auf dem Phragmokon schwach ausgeprägt. Meistens sind Marginalknötchen und auf den Flanken selten auch feine bis deutliche, sichelförmige, dichotome Rippen vorhanden. Dazwischen verlaufen bei Skulpturerhaltung sichelförmige Anwachsstreifen. Adulte Exemplare sind an der starken Nabelegression zu erkennen, die bereits auf dem letzten Viertel des Phragmokons deutlich ausgeprägt ist. Bei Makrokonchen aus Schichten unter der Cycloidesbank γ scheinen Wulstrippen auf der Wohnkammer zu fehlen (Taf. 4, Fig. 1–3 und REIN 1988b, Taf. 4, Fig. 13; OCKERT & REIN 2000, Abb. 4 rechts). Die Wohnkammerlänge beträgt etwa eine halbe Windung.

Bei adulten Exemplaren aus der Erfurter Gegend (Taf. 4, Fig. 1–2) sind zwei Maxima des Phragmokon-Durchmessers und eine kleine Lücke dazwischen vorhanden. Die beiden Maxima entsprechen den Makro- und Mikrokonchen. Die Phragmokone der Mikrokonche haben einen Durchmesser zwischen 6,3–7,9 cm mit einer Häufung zwischen 7,0 und 7,7 cm, Mittelwert 7,4±0,4 cm. Die Exemplare größer als 7,0 cm zeigen meistens mehr gedrängte Septen als die kleineren. Der Phragmokon-Durchmesser der adulten Makrokonche schwankt zwischen 8,4–11,4 cm mit einer Häufung zwischen 9,3–9,9 cm; der Mittelwert beträgt 9,3±0,6 cm (Tab. 3). Große Makrokonche über 9,5 cm Phragmokon-Durchmesser besitzen ebenfalls mehr gedrängte Septen am Phragmokon-Ende. Da die Alterslobendrängung sehr stark, bei Mikrokonchen von 2–11 und bei Makrokonchen von 2–9 Septen schwankt, ist die Variation des Phragmokon-Durchmessers recht groß. Der Mittelwert des Phragmokon-Durchmessers ist bei Mikrokonchen um etwa 21% kleiner als derjenige von Makrokonchen.

Die Exemplare aus Schichten über der Cycloidesbank γ haben die gleiche Gehäuseform, soweit dies an den wenigen vorliegenden Exemplaren feststellbar ist. Sie sind lediglich etwas größer. Bei adulten Makrokonchen sind 4–5 wulstförmige Rippen vom Phragmokon-Ende bis zur Wohnkammermitte vorhanden, wobei die vorderen Rippen schwächer ausgebildet sind (Taf. 4, Fig. 4). Damit ist variocostate Skulptur zumindest teilweise vorhanden. Bei einem Exemplar mit einer 110° langen Wohnkammer aus Dettelbach/Unterfranken verläuft eine Mundrandverdickung parallel zu den Anwachsstreifen (KLUG 2004, Abb. 5). Derartige Verdickungen treten bei anderen Arten bereits vor dem Wohnkammerende adulter Exemplare auf (S. 49).

Bemerkungen. – REIN (1988a) hat sämtliche Exemplare aus der Erfurter Gegend zusammen ausgewertet und hierbei eine sehr große Variation von Querschnitt und vor allem der relativen Nabelweite ermittelt. Er betonte, dass „es sich, von wenigen Ausnahmen abgesehen, durchweg um geschlechtsreife Jugendformen, also um adulte ...“ Exemplare handelt (REIN 1988a: 109). Bei der Neuuntersuchung des im Gothaer und im Erfurter Museum befindlichen Belegmaterials stellte sich aber heraus, dass ein großer Teil juvenil ist, und dass die relative Nabelweite im Verlauf der Ontogenie erheblich zunimmt (Abb. 5, Tab. 3). Zusätzlich waren einige Belegexemplare im Nabelbereich unzureichend freigelegt. Sie wurden für vorliegende Untersuchung nachpräpariert. Dadurch ist vermutlich das vorliegende, abweichende Ergebnis geringerer Variationsbreite mit begründet. Die Feststellung von REIN (1988a), die relative Nabelweite sei nicht aussagekräftig, ist durch die Nachuntersuchung widerlegt.

Beziehungen. – Bei *Ceratites hercynus* RIEDEL setzen die Lateralrippen früher ein. *C. macrocephalus* WENGER ist wesentlich engnabeliger, hat deutlichere Marginalkanten auf dem Phragmokon und eine aufgeblähte Wohnkammer. *C. weyeri*, *C. dorsoplanus* und *C. semipartitus* sind wesentlich engnabeliger und scheibenförmig. Bei *C. philippii* RIEDEL ist der Querschnitt etwas schmäler und die größte Windungsbreite auf der Flankenmitte. Zum Ventralrand hin konvergieren die Flanken stärker als bei *C. enodis*. Vor allem ist die Ventralseite stärker gewölbt, und Marginalkanten fehlen. Bei *C. philippii* ist die Sutur im Gegensatz zu *C. enodis* stets proklin geneigt. Außerdem sind maximal 3 Auxiliarloben im Gegensatz zu 4 bei *Ceratites enodis* vorhanden. Ferner ist der Sattel zwischen dem Laterallobus und dem U_2 breiter und tiefer als alle anderen. Der von KOZUR (1975: 174) „provisorisch in die Verwandtschaft von *C. (Gymnoceratites) enodis*“ gestellte *Progonoceratites poseidon* TOZER hat subammonitische Sutur, deutliche Marginalkanten auch auf der Wohnkammer und eine flache Ventralseite. Außerdem ist er deutlich involuter als *C. enodis*. Mittlerweile wurde *P. poseidon* zur Typusart der Gattung *Tuchodiceras* TOZER (1994).

Vorkommen: Unter-Ladinium, *enodis*-Zone von Lothringen, Nord- und Südbaden, Nord- und Südwürttemberg (knapp unter der Balanocrinusbank bis 0,30 m über die Cycloidesbank γ, Abb. 1), außerdem in Unter- und Oberfranken, Thüringen, Nordhessen, Niedersachsen und Brandenburg (Rüdersdorf). In Unterfranken wurde diese Art noch in der unteren *sublaevigatus*-Zone, 2,4–3,2 m über der Cycloidesbank γ gefunden.

Ceratites postspinosus RIEDEL, 1916

Taf. 5, Fig. 1–3

v pars *1916 *Ceratites postspinosus* n. sp. – RIEDEL, S. 58–59, Taf. 15, Fig. 1 [juv. M], Fig. 2 [m], non Taf. 16, Fig. 1 [= *C. penndorfi*], Taf. 14, Fig. 4 [= *C. obesus*].

v pars 1951 *Ceratites postspinosus* Riedel. – Penndorf, Taf. 1, Fig. 4 [juv.], non Taf. 3, Fig. 17 [= *C. spinosus*].
non 1954 *Ceratites* cf. *postspinosus*. – Weiss, Taf. 1, Fig. 4 [= indet.].
1955 *Ceratites postspinosus postspinosus* Riedel. – Rothe, S. 296–297.
1955 *Ceratites postspinosus compactus* n. subsp. – Rothe, S. 297–298, Taf. 5, Fig. 18 [m].
v 1957 *C. (Acanthoceratites) spinosus postspinosus* Riedel, s. c. – Wenger, S. 88, Taf. 14, Fig. 3 [m].
v 1957 *C. (Acanthoceratites) spinosus* cf. *postspinosus* Riedel, s. c. – Wenger, S. 88, Taf. 14, Fig. 4 [juv.].
v ? 1957 *C. (Progonoceratites)* cf. *enodis* Quenstedt. – Wenger, S. 101, Taf. 19, Fig. 2 [juv.].
? 1986 *C. (A.) spinosus postspinosus* Riedel. – Rein, Taf. 6, Fig. 38.
v 1990 *Ceratites (Acanthoceratites) spinosus postspinosus* Riedel. – Urlichs & Mundlos, Taf. 3, Fig. 3 [juv.].
2000 *Ceratites spinosus* ("E" Typ). – Rein & Ockert, Abb. 2 [M].
non 2001 *Ceratites (Acanthoceratites) spinosus postspinosus* Riedel, 1916. – Niedźwiedzki et al., S. 89–90, Taf. 2, Fig. C–E [juv. = *C. obesus*].
2001 *Ceratites postspinosus*. – Rein, Taf. 3, Fig. 1 [M].
v 2002 *Ceratites (Acanthoc.) postspinosus*. – Zeeh & Hagdorn, Abb. 6 [juv.].
v 2004 *Ceratites postspinosus* Riedel, 1916. – Klug, S. 72, Abb. 6 [m].

Lectotypus: Original Riedel (1916, Taf. 15, Fig. 1), designiert von Wenger (1957: 84). Das Original und sämtliche Paralectotypen wurden 1944 in Braunschweig vernichtet. Abgüsse vom Lectotypus befinden sich in verschiedenen Museen. Durch die Originalabbildung, -beschreibung und den Gipsabguss ist die vorliegende Art ausreichend charakterisiert und damit die Stabilität der Nomenklatur gewährleistet. Deshalb ist die Aufstellung eines Neotyps nicht erforderlich. Es handelt sich um einen nahezu adulten Makrokonch mit deutlicher Nabelegression und 16 Septen auf der letzten halben Phragmokon-Windung, aber ohne Alterslobendrängung.

Locus typicus: Abbenrode am Elm/Niedersachsen.

Stratum typicum: Unbekannt. Exemplare mit vergleichbarem Phragmokon-Durchmesser von Makrokonchen kommen in der *postspinosus*-Zone Nordwürttembergs vor.

Allotypus: Da vom Elm, dem Typusgebiet des Lectotypus, kein Mikrokonch zur Verfügung steht, wird kein Allotypus designiert.

Material (vermessen): 24 Makro- und 9 Mikrokonche aus dem Tonhorizont β2 von Neudenau und von anderen Fundpunkten (IGPT 1 Exemplar ohne Nr.; SMNS 23084, 24501/1, 4–28, 75322/1–2, 75323/1–2, 75324).

Maße: Siehe Tab. 3.

Beschreibung. – Da aus dem Typusgebiet kein horizontiertes Material vorliegt, wurden Exemplare aus dem Tonhorizont β2 Nordwürttembergs bearbeitet (Taf. 5, Fig. 1–3). *Ceratites postspinosus* ist bis zum Adultstadium involut, hat einen hochrechteckigen Querschnitt mit leicht zum Nabel hin konvergierenden Flanken und mit knapp gerundetem Nabelrand sowie mit senkrechter Nabelwand. Die Ventralseite ist flach gewölbt. Die Flanken der Innenwindungen sind bis etwa 5–6 cm Durchmesser glatt, bis etwa 7–8 cm Durchmesser dichotom berippt und danach einfach berippt. Knapp unterhalb der Flankenmitte befinden sich auf den Innenwindungen runde Knötchen, die durch schwache, dichotome Rippen mit den ventrolateralen Dornen verbunden sind. Bei adulten Exemplaren ist die letzte Windung einfachrippig, und die Rippen sind leicht sichelförmig proklin geneigt. Pro halbe Windung sind meistens 6, selten 7 Einfachrippen vorhanden, die meist schwach und seltener kräftig ausgebildet sind. Die Nabelregion ist glatt. Die Rippen beginnen

oberhalb des Nabelrandes als schmale Faltenrippen, die zu den Knötchen auf der Flankenmitte anschwellen und zu den ventrolateralen Dornen schwach eingesattelt sind. Neben dem Laterallobus befinden sich vier Auxiliarloben. Bei einem Exemplar (SMNS 24501/22) sind die Externsättel gekerbt.

Adulte Exemplare weisen Alterslobendrängung, sehr deutliche Nabelegression und deutliche Reduktion der Lateralskulptur sowie schwache Reduktion der ventrolateralen Dornen am Wohnkammerende auf. Es sind zwei Größenmaxima vorhanden, die dem Makro- bzw. Mikrokonch entsprechen (Tab. 3). Letztere erreichen 75% des Phragmokon-Durchmessers von Makrokonchen.

Beziehungen. – Siehe *Ceratites spinosus* und *C. obesus*.

Vorkommen: Ober-Anisium, *postspinosus*-Zone von Lothringen, Nord- und Südbaden, Nord- und Südwürttemberg, (0,5–1,0 m unter bis knapp über dem Tonhorizont β2, Abb. 1), Unter- und Oberfranken, Thüringen, Nordhessen, Niedersachsen (nördl. und südl. Harzrand).

Ceratites penndorfi Rothe, 1955

Taf. 5, Fig. 4, Taf. 6, Fig. 1–3

pars 1916 *Ceratites postspinosus* Riedel. – Riedel, Taf. 16, Fig. 1 [m], non S. 58–59, Taf. 14, Fig. 4 [= *C. obesus*], Taf. 15, Fig. 1–2 [= *C. postspinosus*].
*1955 *Ceratites penndorfi* n. sp. – Rothe, S. 302–303, Taf. 8, Fig. 25 [m].
1955 *Ceratites penndorfi solidus* n. subsp. – Rothe, S. 303–304, Taf. 9, Fig. 26 [m].
v pars 1957 *C. (Acanthoceratites) spinosus penndorfi* Rothe, s. c. – Wenger, S. 88–89, Taf. 14, Fig. 6 [m], Taf. 15, Fig. 1 [juv.], non Taf. 14, Fig. 5 [= *C. obesus*].
v 1957 *C. (Acanthoceratites) spinosus multicostatus* n. subsp. – Wenger, S. 88, Taf. 14, Fig. 2 [juv.].
v 1957 *C. (Progonoceratites) armatus nobilis* n. subsp. – Wenger, S. 81, Taf. 10, Fig. 11 [juv.].
1986 *C. (A.) spinosus penndorfi* Rothe. – Rein, Taf. 6, Fig. 37 [juv.].

Holotypus: Das Original zu Rothe (1955, Taf. 8, Fig. 25) wurde früher in der Sammlung H. W. Rothe (Königstein/Taunus) aufbewahrt. Sein Verbleib ist unbekannt. Es fehlt in den von den Naturkundemuseen Karlsruhe bzw. Berlin und von O. Kleindienst (Ochsenfurt) erworbenen Teilen der Sammlung Rothe. Diese Art ist durch die Abbildung und Beschreibung ausreichend charakterisiert, so dass kein Neotypus aufgestellt werden muss. Der Holotypus ist nach der Abbildung ein Mikrokonch mit deutlicher Nabelegression im Wohnkammerbereich und Skulpturreduktion am Wohnkammerende, aber ohne Alterslobendrängung.

Locus typicus: Drosselberg bei Erfurt/Thüringen.

Stratum typicum: Rothe (1955: 302) gibt 1 m über der Cycloidesbank als Fundschicht an. Wie Wenger (1957: 104) bereits feststellte, beruht diese Angabe auf falscher Parallelisierung von Teilprofilen. Diese Art ist charakteristisch für die *postspinosus*-Zone, die nach Rein & Ockert (2000: 46) bei Erfurt bis 0,65 m unter die Cycloidesbank reicht.

Allotypus: Ein Makrokonch, ein Beleg zu Rothe (1955: 310), wird zum Allotypus designiert (SMNK Pal.6403, leg. H. W. Rothe 1950). Dieses Exemplar wurde nun erstmals präpariert. Maße: D1 = 18,7 cm, D2 = 15,9 cm, NW1 = 29,4%, NW2 = 27,0%.

Locus typicus: Steinbruch III nahe Großvargula bei Langensalza/Thüringen (laut Aufschrift auf dem Exemplar, Lage siehe Rothe 1955, Abb. 2).

Stratum typicum: Da nach Rothe (1955: 309) im Steinbruch Großvargula III die Schichten nur bis Nr. 33 anstanden, kommen die Schichten 29 bis 31 (= 0,40–3,40 m unter der Cycloidesbank) in Frage (= *postspinosus*-Zone).

Material (vermessen): 11 Makro- und 16 Mikrokonche von verschiedenen Fundpunkten in Nordwürttemberg (IGPT 1067/29 und 2 Exemplare ohne Nr.; MHI 4 Exemplare ohne Nr.;

SMNK Pal.6403; SMNS 23085, 24439, 24440, 24491/3, 5–10, 24493, 26614, 75317/1–3, 75318–75321).

Maße: Siehe Tab. 3.

Beschreibung. – Das Gehäuse adulter Exemplare ist mäßig evolut mit hochrechteckigem Querschnitt. Mindestens die letzte Windung vor dem Adultstadium ist einfachrippig. Die Rippen beginnen in Nabelnähe und verlaufen proklin, gerade bis schwach proklin gebogen über die schwach ausgebildeten Lateralwülste auf der Flankenmitte und mit einer geringen Einsattelung bis zu den ventrolateralen, kleinen Dornen. Bei Skulpturerhaltung verlaufen die Anwachsstreifen von der Naht steil nach hinten, biegen am Nabelrand in einem breiten Bogen proklin um, verlaufen auf der Flanke gerade, parallel zu den Lateralrippen und biegen am Ventralrand parallel dazu in ein Rostrum um (Taf. 5, Fig. 4). Gabelrippen treten bis 7–8 cm, vereinzelt bis 12,5 cm Durchmesser auf. Die Rippen stehen dicht, 7–8 pro halbe Windung. Bei einem Exemplar ist am Ende der 130° langen Wohnkammer eine Einschnürung und eine weitere dahinter bei 100° vorhanden (SMNS 24440).

Statistisch ausgewertet wurde vor allem Material aus Neudenau und von anderen Fundpunkten aus Nordwürttemberg, das aus Schichten 0,5 m unter dem Tonhorizont β2 bis zur Oberkante dieses Horizontes stammt. Diese Schichten sind etwa 1,0–1,5 m mächtig. Es sind zwei Größenmaxima mit einer kleinen Lücke dazwischen vorhanden. Der Mittelwert des Phragmokon-Durchmessers beträgt bei Makrokonchen 17,2±1,0 cm und der bei Mikrokonchen 13,9±0,9 cm. Der Mittelwert des Phragmokon-Durchmessers von Mikrokonchen ist um etwa 19% kleiner als von Makrokonchen. Damit ist Dimorphismus nachgewiesen. Die große Variationsbreite des Phragmokon-Durchmessers ist z.T. durch unterschiedliche Anzahl gedrängter Septen verursacht. So weisen kleine Makrokonche 2–3, größere bis zu 9 gedrängte Septen auf.

Beziehungen. – Siehe *C. spinosus* (S. 36).

Vorkommen: Ober-Anisium, *postspinosus*-Zone von Lothringen, Nord- und Südbaden, Nord- und Südwürttemberg, (0,5–1,0 m unter bis knapp über dem Tonhorizont β2, Abb. 1), Unter- und Oberfranken, Thüringen, Nordhessen, Niedersachsen (nördl. und südl. Harzrand) sowie Polen.

Ceratites obesus Wenger, 1957

Taf. 7, Fig. 1–4, Taf. 8, Fig. 1–3, Abb. 6, 7

v ?	1901	*Ceratites armatus* n. sp. – Philippi, S. 397–398, Taf. 36, Fig. 2. – [nomen dubium].
pars	1916	*Ceratites spinosus* E. Phil. – Riedel, Taf. 14, Fig. 3 [juv.?], non S. 55–58, Taf. 13, Fig. 2, 4, Taf. 14, Fig. 1–2 [= *C. spinosus*].
pars	1916	*Ceratites postspinosus* Riedel. – Riedel, Taf. 14, Fig. 4 [juv.], non S. 58–59, Taf. 15, Fig. 1–2 [= *C. postspinosus*], Taf. 16, Fig. 1 [= *C. penndorfi*].
	1916	*Ceratites praespinosus* Riedel. – Stolley, Taf. 20, Fig. 8 [juv.].
?	1949	*Ceratites fastigiospinosus* n. sp. – Rothe, S. 31, Taf. 4, Fig. 10 [juv., kein fastigater *Ceratites*. Die ventrolateralen Dornen sind nach außen gedrückt].
v ?	1951	*Ceratites armatus* Philippi. – Penndorf, Taf. 3, Fig. 15 [juv.].
	1955	*Ceratites spinosus* Philippi. – Rothe, S. 294–295, Taf. 4, Fig. 16 [M].
?	1955	*Ceratites fastigiospinosus* Rothe. – Rothe, S. 295, Taf. 5, Fig. 17 [juv. Die ventrolateralen Dornen sind nach außen gedrückt].
v pars	1956	*C. spinosus spinosus*. – Wenger, S. 226–228, Taf. 12, Fig. 4 [m], Taf. 13, Fig. 2 [juv.], non Taf. 12, Fig. 2 [= *C. spinosus*].

v *1957 *C. (Acanthoceratites) spinosus obesus* n. subsp. – WENGER, S. 87, Taf. 13, Fig. 6 [M].
v pars 1957 *C. (Acanthoceratites) spinosus spinosus* PHILIPPI. – WENGER, S. 87, Taf. 13, Fig. 3 [juv.], Fig. 4–5 [m]. – [Ein Teil der in Tübingen aufbewahrten, von WENGER als *C. spinosus spinosus* bestimmten Exemplare gehört zu dieser Art].
v 1957 *C. (Acanthoceratites) spinosus praespinosus* RIEDEL. – WENGER, S. 87, Taf. 13, Fig. 1–2 [juv.].
v pars 1957 *C. (Acanthoceratites) spinosus penndorfi* ROTHE. – WENGER, Taf. 14, Fig. 5, non S. 88–89, Taf. 14, Fig. 6, Taf. 15, Fig. 1 [= *C. penndorfi*].
1957 *C. (Progonoceratites) armatus armatus* PHILIPPI. – WENGER, S. 78, Taf. 10, Fig. 1 [juv.].
v 1957 *C. (Progonoceratites) armatus riedeli* STOLLEY s. c. – WENGER, S. 79, Taf. 10, Fig. 2 [juv.], non Fig. 3 [= *C. riedeli* STOLLEY].
v pars 1957 *C. (Acanthoceratites) evolutus praecursor* RIEDEL s. c. – WENGER, Taf. 12, Fig. 4 [juv.], non S. 85, Taf. 12, Fig. 5–6 [= *C. praecursor* RIEDEL].
v ? 1957 *Ceratites (Progonoceratites)* cf. *enodis* QUENSTEDT. – WENGER, Taf. 19, Fig. 2 [juv.].
v 1963 *Ceratites (Progonoceratites) armatus franconicus* n. sp. – WELZEL, S. 71–72, Taf. 2, Fig. 3 [m].
v 1969 *Ceratites spinosus spinosus* PHILIPPI. – MUNDLOS, Taf. 31, Fig. 1–3 [juv.].
1970 *Ceratites (Acanthoceratites) spinosus* PHILIPPI. – MÜLLER, Abb. 1 [m], 4 [?], 8 [M]. – [1970b].
1974 *Ceratites (Acanthoceratites) spinosus spinosus* PHILIPPI. – MAYER, Abb. 1 [juv.].
v 1975 *Ceratites spinosus*. – SEILACHER, Abb. 8 rechts [m]. – [= Orig. WENGER 1957, Taf. 13, Fig. 5].
1978 *Ceratites (Acanthoceratites) spinosus spinosus* PHILIPPI. – MAYER, Abb. 1 [M].
v 1979 *Ceratites (Acanthoceratites) spinosus* cf. *postspinosus*. – BACHMANN, Abb. 3a [juv.].
1980 *Ceratites (Acanthoceratites)* cf. *spinosus* PHILIPPI. – MÜLLER, S. 21–23, Abb. 1–2, 9 [m?].
v 1983 *C. (Acanthoc.) spinosus praespinosus* RIEDEL. – HAGDORN & MUNDLOS, Abb. 1b, 11b [juv.].
v 1983 *C. (Acanthoc.)* cf. *spinosus* PHILIPPI. – HAGDORN & MUNDLOS, Abb. 15 [juv.].
pars 1986 *Ceratites spinosus spinosus* PHILIPPI. – REIN, Taf. 2, Fig. 4, Taf. 3, Fig. 13, non Taf. 1, Fig. 2, Taf. 2, Fig. 7, 9, Taf. 3, Fig. 14–15.
pars 1986 *Ceratites spinosus praespinosus* RIEDEL. – REIN, Taf. 3, Fig. 18, non Taf. 2, Fig. 8, 10 [= *C. spinosus*].
1986 *C. (A.) evolutus subspinosus* STOLLEY. – REIN, Taf. 2, Fig. 11–12.
v 1990 *Ceratites (Acanthoceratites) spinosus obesus* WENGER. – URLICHS & MUNDLOS, Taf. 3, Fig. 2 [juv.].
v 1993 *Ceratites (Acanthoceratites) spinosus capricornu* WENGER. – REIN, Abb. 5 [M], 7 [juv.]. – [1993c].
1996 *Ceratites spinosus* PHIL. – REIN, Abb. 1–2 [m], 3?, 4 [juv.], 7 [juv.].
pars 1999 *Ceratites spinosus* PHIL. [Typ „E"]. – REIN, Abb. 1–2 [juv.], 10 [m], 16a [juv.], non [Typ „P"]: Abb. 3–4, 11, 16b [*C. spinosus*]. – [1999a].
1999 *Ceratites spinosus* PHILIPPI. – REIN, Abb. 6–7 [M]. – [1999b].
2001 *Ceratites (Acanthoceratites) spinosus spinosus* PHILIPPI, 1901. – NIEDŹWIEDZKI et al., S. 89, Taf. 2, Fig. A–B [juv].
2001 *Ceratites (Acanthoceratites) spinosus postspinosus* RIEDEL, 1916. – NIEDŹWIEDZKI et al., S. 89–90, Taf. 2, Fig. C–E. [juv.].
pars 2001 *Ceratites spinosus*. – REIN, Taf. 1, Fig. 3a [juv.], Fig. 4a [m], non Fig. 3b, 4b.
v 2002 *Ceratites (Acanthoc.) postspinosus*. – ZEEH & HAGDORN, Abb. 6.
pars 2003 *Ceratites spinosus* PHIL., [Typ „E"]. – REIN, Abb. 7 [juv.], 11 links [m], 21 [juv.], non *Ceratites spinosus* PHIL., [Typ „P"], Abb. 8, 11 rechts, 19–20, 22 [= *C. spinosus*].
v 2004 *Ceratites (Acanthoceratites) spinosus spinosus* PHILIPPI. – KLUG et al., Abb. 1A–C [m].
pars 2004 *C. spinosus* „E". – REIN, Taf. 1, Fig. 1a, 1d–e, Fig. 2 [juv.], Taf. 2, Fig. 1–2 [juv.], Taf. 3, Fig. 1–3 [m], Taf. 4, Fig. 1b [juv.], 2–3, Abb. 1, 3–9, 12–13, 15–16, Taf. 5?,

non *C. spinosus* „P", Taf. 1, Fig. 1b–c?, Taf. 4, Fig. 1a, 2a, c, Fig. 4, Abb. 2, 10–11, 14, Taf. 5? [= *C. spinosus*].

pars 2005 *C. spinosus* „E". – REIN, Abb. 8–11 [m], 13 [juv.], 14–15 [M], Taf. 1, Fig. a–h?, Taf. 2, Fig. c–m, non *C. spinosus* „P", Taf. 2, Fig. a–b, Abb. 4a–c, 6 [= *C. spinosus*].

Holotypus: Original zu WENGER (1957, Taf. 13, Fig. 6) (IGPT 1067/24). Es handelt es sich um einen nahezu adulten Makrokonch mit 10,5 cm Phragmokon-Durchmesser und mit aufgeblähter Wohnkammer sowie beginnender Nabelegression, aber ohne Alterslobendrängung (NW1 = 24,8%, NW2 = 23,8%).

Locus typicus: Eduardshöhe bei Gundelsheim/Kreis Heilbronn.

Stratum typicum: Unbekannt. Die relativen Nabelweiten NW1 und NW2 liegen am Rand der Variationsbreite des Materials aus dem Tonhorizont β1 von Heckfeld (Abb. 6) und auch von Neudenau. Vermutlich stammt der Holotypus wegen seines größeren Durchmessers aus dem Bereich über dem Tonhorizont β1 (= obere *spinosus*-Zone).

Allotypus: Aus den von WENGER (1957) irrtümlich zu *Ceratites spinosus spinosus* gestellten Exemplaren wird eines zum Allotypus designiert (Taf. 8, Fig. 2, IGPT 1067/68).

Locus typicus: Michelsberg bei Gundelsheim/Nordwürttemberg.

Stratum typicum: Laut Aufschrift auf dem Stück: „Spinosusbank" = nach WENGER (1957) Horizont mit *Pecten subtilis* = Tonhorizont β1.

Material (vermessen): 6 Makro- und 57 Mikrokonche sowie 81 juvenile Exemplare aus dem unteren Tonhorizont β1 von Heckfeld (SMNS 25255/9, 11–150); 6 Makro- und 28 Mikrokonche aus dem Tonhorizont β1 von Neudenau sowie 11 Makrokonche und 29 Mikrokonche 1,5–2,5 m über Tonhorizont β1 von Neudenau (SMNS 23081/2–36, 24487/2, 4–40).

Maße: Siehe Tab. 3.

Beschreibung. – *Ceratites obesus* aus dem Tonhorizont β1 ist juvenil involut und adult schwach evolut. Die relative Nabelweite nimmt im Verlauf der Ontogenie von 5 bis zu 8 cm Phragmokon-Durchmesser um ca. 3% zu (Tab. 3, Abb. 6). Der Windungsquerschnitt ist anfangs schmal hochrechteckig mit gewölbter Ventralseite. Er nimmt im Verlauf der Ontogenie deutlich an Breite zu und bleibt bei Mikrokonchen hochrechteckig. Auf der Wohnkammer von Makrokonchen ist er breit trapezförmig mit zum Nabel hin konvergierenden Flanken und flach gewölbter Ventralseite. Die Flanken der Innenwindungen sind bis etwa 4 cm Durchmesser glatt und bis etwa 6 cm Durchmesser dichotom berippt. Ab diesem Durchmesser sind 5–6, selten 7 Einfachrippen pro halbe Windung vorhanden, die zwischen Flankenmitte und ventrolateralen Dornen schwach eingesattelt sind. Die Rippenform ist sehr variabel (REIN 2004). Die ventrolateralen Dornen sind entlang der Ventralseite meistens gegenständig oder selten alternierend angeordnet, wie es REIN (2004) beschrieb. Die Wohnkammerlänge beträgt bei zwei Mikrokonchen mit der schwarzen Schicht 170° bzw. 180°. Bei Makrokonchen ohne schwarze Schicht wurden ähnliche Werte ermittelt. Die Wohnkammerlänge variiert also bei Makro- und Mikrokonchen nur geringfügig und ist deshalb kein Dimorphismus-Merkmal. Daneben wurden Makro- und Mikrokonche mit proklin, gerade verlaufender Verdickung an der Mündung knapp über dem Tonhorizont β1 von Neudenau gefunden. Bei einem besonders gut erhaltenen Exemplar aus Neudenau biegt die Verdickung am Ventralrand deutlich nach vorne in ein Rostrum um. Bei den Mikrokonchen (Taf. 7, Fig. 1, 4) umfasst die Wohnkammer nur 130–150° und bei den Makrokonchen (Taf. 7, Fig. 2, 3) ebenfalls nur 150–160°. Da Verdickungen vor dem Ende der adulten

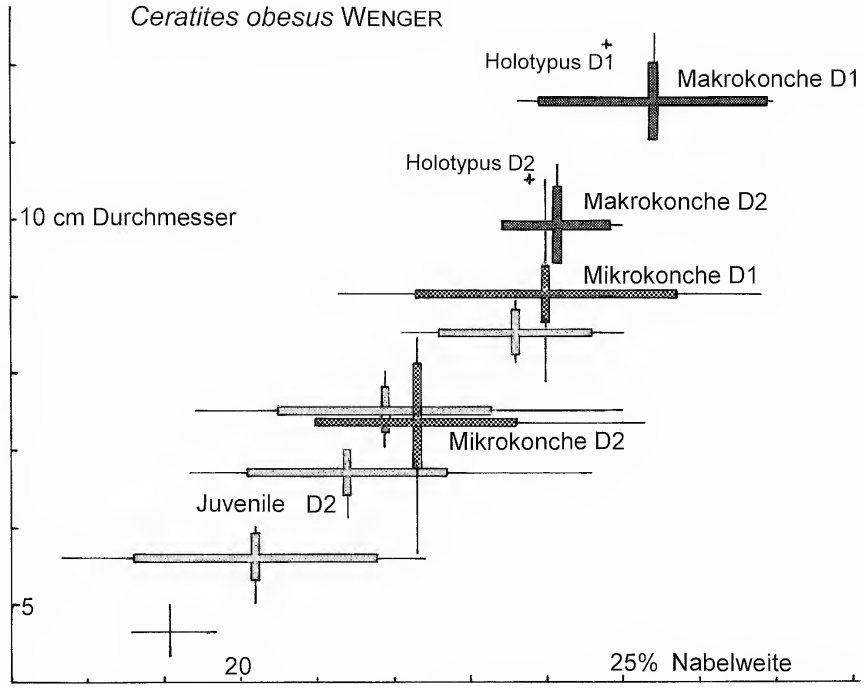


Abb. 6. Allometrische Zunahme der relativen Nabelweite bei *Ceratites obesus* WENGER, *spinosus*-Zone, Heckfeld/Main-Tauber-Kreis. Legende siehe Abb. 3, Maße und vermessene Exemplare: Tab. 3.

Wohnkammer auftreten können, sind sie kein Adultmerkmal (vgl. S. 49). Die Sutur verläuft radial bis retrovers.

Am Phragmokon-Ende von Mikrokonchen ist die relative Nabelweite geringfügig größer als bei juvenilen Exemplaren gleicher Größe (Tab. 3, Abb. 6), d. h. die Nabelegression beginnt auf dem letzten Viertel des Phragmokons. Zusätzlich wurde bis zur Wohnkammermitte bei Mikrokonchen eine geringe Zunahme der relativen Nabelweite gefunden (Tab. 3, Abb. 6). Die Lateralknoten liegen bei Makro- und Mikrokonchen wegen der Nabelegression frei. Auf den Innenwindungen sind sie dagegen jeweils durch die nächst jüngere Windung verdeckt. Die Scheibenzunahme nimmt vom Phragmokon-Ende bis zur Wohnkammer Mitte ab, da die Wohnkammerhöhe im Verhältnis niedriger ist als am Phragmokon-Ende. Mit beiden Werten, der Zunahme der relativen Nabelweite und der Abnahme der Scheibenzunahme auch bei juvenilen Exemplaren, wird die Nabelegression statistisch belegt (Tab. 3).

Beim *Ceratites obesus* ist eine bimodale Größenverteilung bei adulten Exemplaren vorhanden (Abb. 7). Bei ihnen sind meistens 16, selten maximal 20 Septen auf der letzen halben Phragmokon-Windung vorhanden. Bei Makrokonchen (Taf. 7, Fig. 2, 3) umfasst die Alterslobendrängung 2–5 Septen. Bei Mikrokonchen (Taf. 7, Fig. 1, 4) sind selten die letzten 2, meistens 3 und selten bis zu 10 Septen gedrängt (Tab. 3, Spalte Lo). Die Alterslobendrängung ist bei den Mikrokonchen aus dem Tonhorizont β1 von Heckfeld von 5,6–8,5 cm (Mittelwert = 7,4±0,7 cm) und bei den Makrokonchen (Taf. 7, Fig. 2, 3) von 9,5–10,7 cm Phragmokon-Durchmesser (Mittel-

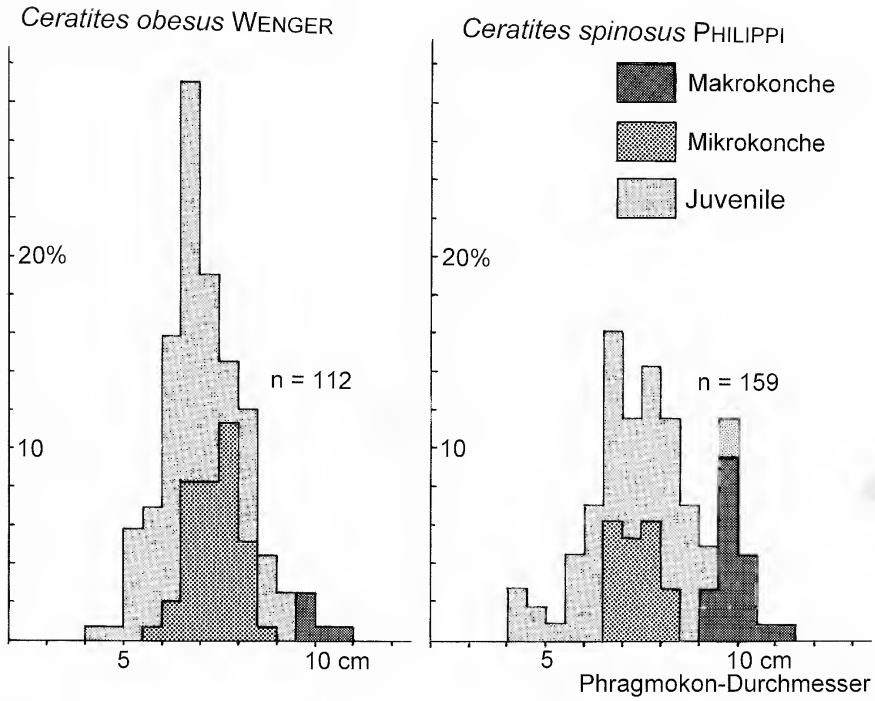


Abb. 7. Größenverteilung der Phragmokone von Makro- und Mikrokonchen sowie juvenilen Exemplaren bei *Ceratites obesus* WENGER (links) und *C. spinosus* PHILIPPI (rechts), *spinosus*-Zone, Heckfeld/Main-Tauber-Kreis.

wert = 9,9±0,5 cm) vorhanden. Somit ist der Mittelwert der Mikrokonche um 25% kleiner als der der Makrokonche. Bei den kleineren Makro- bzw. Mikrokonchen sind nur wenige Septen gedrängt, während die Drängung bei den größeren länger anhält. Bei den Exemplaren aus dem Tonhorizont β1 von Neudenau wurden sehr ähnliche Mittelwerte gefunden (Tab. 3). Bei den Exemplaren 1,5–2,5 m über dem Tonhorizont β1 von Neudenau sind die Phragmokon-Durchmesser der Makrokonche mit 10,2–12,1 cm (Mittelwert = 11,4±0,7 cm) und die der Mikrokonche mit 8,0–9,7 cm (Mittelwert = 8,6±0,6 cm) deutlich größer (Tab. 3). In diesem Fall ist der Mittelwert der Mikrokonche ebenfalls um 25% kleiner als derjenige der Makrokonche. Die Größenzunahme von den stratigraphisch älteren Vorkommen aus der unteren *spinosus*-Zone von Heckfeld zu den jüngeren der oberen *spinosus*-Zone von Neudenau wird als innerartliche Größenzunahme gedeutet. Außerdem ist die relative Nabelweite bei letzteren im Durchschnitt etwas geringer (Tab. 3, Spalte NW1 und NW2). Damit leiten sie zu *Ceratites postspinosus* über. Querschnitt, Skulptur sowie Ausbildung der Flanken und der Ventralseite sind jedoch wie beim Holotypus ausgebildet, weshalb die Zugehörigkeit zu *C. obesus* gesichert ist. Die häufig auf der Ventralseite von Skulptursteinkernen erhaltenen Anwachsstreifen sind als prokline, halbkreisförmige Bögen ausgebildet. Die Flanken sind normalerweise korrodiert und deshalb glatt. In diesen Fällen ist die Ventral- von der Lateralseite durch eine schwache Kante getrennt. Lediglich bei einem Makrokonch (Taf. 7, Fig. 3) aus Neudenau sind die Anwachsstreifen erhalten. Sie verlaufen auf der Flanke leicht sichel-

förmig, proklin und biegen am Ventralrand in einem knappen Bogen nach vorne um. Dadurch ist auf der Ventralseite ein schuhlöffelförmiges Rostrum vorhanden.

Bemerkungen. – Beim Holotypus zu *Ceratites armatus* handelt es sich um ein juveniles, verdrücktes Exemplar (Taf. 8, Fig. 3). Es hat nur 14 Septen auf der letzten halben Phragmokon-Windung und einen sehr engen, mit Sediment verkitteten Nabel. Außerdem ist sein genauer Fundhorizont unbekannt. Wegen der schlechten Erhaltung des Stückes handelt es sich bei *C. armatus* um ein nomen dubium. Juvenile Exemplare von *C. obesus* aus Heckfeld haben genau die gleiche Berippung und ebenfalls einen sehr engen Nabel (Taf. 8, Fig. 1), weshalb *C. armatus* PHILIPPI als fraglich zu dieser Art gehörig betrachtet wird.

Beziehungen. – Die Tochterart *Ceratites postspinosus* aus der nächst jüngeren *postspinosus*-Zone unterscheidet sich durch länger anhaltend glatte Flanken auf den Innenwindungen, höheren Querschnitt, flachere Flanken mit schwächerer Skulptur vor allem im Nabelbereich und durch geringere relative Nabelweite sowie durch geringere Dickenzunahme. Außerdem ist die Einsattelung zwischen den Lateralrippen und den ventrolateralen Dornen bis zum Wohnkammerende schwach ausgebildet. Die Stammart *C. praecursor* ist weitnabeliger, hat dichter stehende Rippen und einen schmäleren Querschnitt. *C. spinosus* hat im Gegensatz deutlich dichotom berippte Innenwindungen sowie juvenil und adult eine etwa 3% größere relative Nabelweite.

Vorkommen: Ober-Anisium, *spinosus*-Zone von Elsass, Lothringen, Nord- und Südbaden, Nord- und Südwürttemberg (knapp unter dem Tonhorizont β1 bis etwa 1,0 m unter dem Tonhorizont β2, Abb. 1), Unter- und Oberfranken, Thüringen, Nordhessen, Niedersachsen, Brandenburg (Rüdersdorf) und Polen (Heiligkreuzgebirge und Oberschlesien).

Ceratites spinosus PHILIPPI, 1901

Taf. 8, Fig. 4–6, Abb. 7, 8

v	1858	*Ceratites nodosus*. – BEYRICH, Taf. 4, Fig. 5 [juv.].
v	*1901	*Ceratites spinosus* n. sp. – PHILIPPI, S. 404–405, Taf. 41, Fig. 1 [M].
v pars	1901	*Ceratites Münsteri* (DIEN.) E. PHIL. – PHILIPPI, S. 400, Taf. 39, Fig. 1, 6 [juv.], non Fig. 3 [=? *C. laevigatus* PHILIPPI].
non	1901	*Ceratites Münsteri* (DIEN.) E. PHIL. – TORNQUIST, S. 385–396.
pars	1916	*Ceratites spinosus* E. PHIL. – RIEDEL, S. 55–58, Taf. 13, Fig. 2, [m], 4 [M?], Taf. 14, Fig. 1–2 [juv.], non Taf. 14, Fig. 3 [= *C. obesus*].
?	1916	*Ceratites armatus* E. PHILIPPI. – RIEDEL, S. 52, Taf. 12, Fig. 2 [juv.].
	1916	*Ceratites Münsteri* (DIEN.) E. PHIL. emend. RIEDEL. – RIEDEL, S. 35–37, Taf. 8, Fig. 4 [juv.?], Taf. 13, Fig. 3 [juv.].
	1916	*Ceratites Münsteri* (DIEN.) em. RIEDEL. – STOLLEY, S. 133, Taf. 19, Fig. 12 [juv.].
	1928	*Ceratites spinosus* PHILIPPI. – SUN, S. 12, Taf. 2, Fig. 5 [juv.].
	1934	*Ceratites spinosus* PHILIPPI. – SPATH, S. 487.
	1934	*Ceratites muensteri* DIENER. – SPATH, S. 481.
v	1939	Ein aberranter (pathologischer?) Ceratit. – GEISLER, Taf. 8, Fig. 3–4 [juv.]. – [Die überdimensionierten Lateral- und ventrolateralen Knoten sind aus Gips modelliert].
	1943	*Ceratites münsteri* (DIEN.) PHILIPPI emend. RIEDEL. – ROTHE, S. 144, Taf. 1, Fig. 1 [juv.].
v	1951	*Ceratites spinosus* PHILIPPI. – PENNDORF, Taf. 4, Fig. 21 [juv.].
v pars	1951	*Ceratites postspinosus* RIEDEL. – PENNDORF, Taf. 3, Fig. 17 [juv.], non Taf. 1, Fig. 4 [= *C. postspinosus*].
non	1955	*Ceratites spinosus* PHILIPPI. – ROTHE, S. 294–295, Taf. 4, Fig. 16 [= *C. obesus*].
	1955	*Ceratites münsteri* (DIEN.) PHILIPPI emend. RIEDEL. – ROTHE, S. 295–296.
v pars	1956	*C. spinosus spinosus*. – WENGER, S. 226–228, Taf. 12, Fig. 2 [juv.], non Taf. 12, Fig. 4, Taf. 13, Fig. 2 [= *C. obesus*].

v 1956 *C. spinosus capricornu*. – WENGER, S. 228–229, Taf. 13, Fig. 1 [M]. – [nomen nudum].
v pars 1957 *C. (Acanthoceratites) spinosus spinosus* PHILIPPI. – WENGER, S. 87 [pars], non Taf. 13, Fig. 3–5 [= *C. obesus*].
v 1957 *C. (Acanthoceratites) spinosus capricornu* n. subsp. – WENGER, S. 88, Taf. 13, Fig. 7 [M], Taf. 14, Fig. 1 [m].
v 1957 *C. (Acanthoceratites) evolutus papillatus* n. subsp. – WENGER, S. 87, Taf. 12, Fig. 1 [juv.].
v 1957 *C. (Progonoceratites) armatus münsteri* E. PHIL. – WENGER, S. 79, Taf. 10, Fig. 4 [juv.].
v non 1969 *Ceratites spinosus spinosus* PHILIPPI. – MUNDLOS, S. 311, Taf. 31, Fig. 1–3 [= *C. obesus*].
1970 *Ceratites (Acanthoceratites) spinosus* PHILIPPI. – MÜLLER, Taf. 1, Fig. 1–3 = Taf. 2, Fig. 1–3 = Abb. 1–2 [M]. – [1970a].
non 1970 *Ceratites (Acanthoceratites) spinosus* PHILIPPI. – MÜLLER, Abb. 1, 8 [= *C. obesus*], Abb. 4 [= indet.]. – [1970b].
non 1974 *Ceratites (Acanthoceratites) spinosus spinosus* PHILIPPI. – MAYER, Abb. 1 [= *C. obesus*].
v non 1975 *Ceratites spinosus*. – SEILACHER, Abb. 8 rechts. = Orig. WENGER 1957, Taf. 13, Fig. 5 [= *C. obesus*].
1975 *Ceratites (Acanthoceratites) spinosus* PHILIPPI. – MÜLLER, Taf. 2, Fig. 1?, Taf. 4, Fig. 2 [juv.], 5?.
? 1978 *Ceratites (Acanthoceratites) spinosus* PHILIPPI. – MÜLLER, Abb. 13 [M].
non 1978 *Ceratites (Acanthoceratites) spinosus spinosus* PHILIPPI. – MAYER, Abb. 1a [= *C. obesus*].
pars 1982 *Acanthoceratites spinosus spinosus* (PHIL.). – DURINGER, Taf. 2, Fig. 1? [m], Taf. 1, Fig. 2 [= indet.].
v 1983 *Ceratites (Acanthoc.) spinosus spinosus* PHILIPPI. – HAGDORN & MUNDLOS, S. 380, Abb. 5 [juv.].
pars 1986 *Ceratites spinosus spinosus* PHILIPPI. – REIN, Taf. 1, Fig. 2?, Taf. 2, Fig. 7?, 9, Taf. 3, Fig. 14?, 15, non Taf. 2, Fig. 4, Taf. 3, Fig. 13 [= *C. obesus*].
pars 1986 *Ceratites spinosus praespinosus* RIEDEL. – REIN, Taf. 2, Fig. 8, 10, non Taf. 3, Fig. 18 [= *C. obesus*].
1986 *Ceratites spinosus capricornu* WENGER. – REIN, Taf. 1, Fig. 3, Taf. 3, Fig. 16.
pars 1986 *Ceratites subspinosus macer* ROTHE. – REIN, Taf. 1, Fig. 5, non Fig. 6.
v pars 1987 *Ceratites (Acanthoceratites) spinosus spinosus* PHILIPPI. – URLICHS & MUNDLOS, Abb. 9 [M = Lectotypus], non Abb. 10 [= *C. hercynus* RIEDEL]. – [1987a].
v 1987 *Ceratites (Acanthoceratites) spinosus spinosus* PHILIPPI. – URLICHS & MUNDLOS, Abb. 12 [m], 13–14 [juv.]. – [1987b].
v 1987 *Ceratites (Doloceratites) muensteri muensteri* PHILIPPI. – URLICHS & MUNDLOS, Abb. 13 [juv. = Lectotypus]. – [1987a].
1988 *Ceratites (A.) spinosus* PHILIPPI. – REIN, Taf. 3, Fig. 9 [juv.]. – [1988b].
v pars 1990 *Ceratites (Acanthoceratites) spinosus spinosus* PHILIPPI. – MUNDLOS & URLICHS, Abb. 3 [juv.], 6 [juv.], non Abb. 8 [= *C. obesus*].
v 1990 *Ceratites (Acanthoceratites) spinosus spinosus* PHILIPPI. – URLICHS & MUNDLOS, Taf. 1, Fig. 2 [m].
v 1990 *Ceratites (Acanthoceratites) spinosus capricornu* WENGER. – URLICHS & MUNDLOS, Taf. 2, Fig. 2 [M].
v 1990 *Ceratites (Acanthoceratites) spinosus spinosus* PHILIPPI. – URLICHS & VATH, Taf. 6, Fig. 1 [juv.].
? 1993 *Ceratites spinosus spinosus* PHIL. – REIN, Abb. 5 [juv.]. – [1993a].
1993 *C. (A.) spinosus spinosus* PHIL. – REIN, Abb. 3–4 [juv.]. – [1993b].
v non 1993 *Ceratites (Acanthoceratites) spinosus spinosus* PHIL. – REIN, Abb. 6–7 [= *C. obesus*]. – [1993c].
1995 *Ceratites spinosus* PHILIPPI. – URLICHS, Abb. S. 310 links [M; = Syntypus zu *C. evolutus* PHILIPPI 1901: Tullau].
non 1996 *Ceratites spinosus* PHIL. – REIN, Abb. 1–2, 3?, 4, 7 [= *C. obesus*].
pars 1999 *Ceratites spinosus* PHIL. [Typ „P"]. – REIN, Abb. 3–4, 11, 16b [juv.], non *Ceratites spinosus* PHIL. [Typ „E"], Abb. 1–2, 10, 16a [= *C. obesus*]. – [1999a].

	1999	*Ceratites spinosus* PHILIPPI. – REIN, Abb. 6–7 [juv.]. – [1999b].
?	2001	*Ceratites (Acanthoceratites) spinosus* PHILIPPI, 1901. – NIEDŹWIEDZKI et al., S. 88, Taf. 1, Fig. B–D, F [juv.].
non	2001	*Ceratites (Acanthoceratites) spinosus spinosus* PHILIPPI, 1901. – NIEDŹWIEDZKI et al., S. 89, Taf. 2, Fig. A–B [juv., = *C. obesus*].
pars	2001	*Ceratites spinosus*. – REIN, Taf. 1, Fig. 3b, 4b [juv.], non Fig. 3a, 4a [= *C. obesus*].
pars	2003	*Ceratites spinosus* PHIL., [Typ „P"]. – REIN, Abb. 8, 11 rechts [juv.], 19–20 [m], 22 [m], non *Ceratites spinosus* PHIL., [Typ „E"], Abb. 7, 11 links, 21 [= *C. obesus*].
?	2003	*Ceratites (Acanthoceratites)* cf. *spinosus* PHILIPPI, 1901. - SALAMON et al., S. 284, Abb. 4.
v non	2004	*Ceratites (Acanthoceratites) spinosus spinosus* PHILIPPI. – KLUG et al., Abb. 1A–C [= *C. obesus*].
pars	2004	*C. spinosus* „P". – REIN, Taf. 1, Fig. 1b–c [juv.]?, Taf. 4, Fig. 1a [juv.], 2a, c [m?], Fig. 4 [m], Taf. 5?, Abb. 2, 10–11, 14, non *C. spinosus* „E", Taf. 1, Fig. 1a, 1d–e, Fig. 2, Taf. 2, Fig. 1–2, Taf. 3, Fig. 1–3, Taf. 4, Fig. 1b, 2–3, Abb. 1, 3–9, 12–13, 15–16, Taf. 5? [= *C. obesus*].
pars	2005	*C. spinosus* „P". – REIN, Abb. 4a–c, 6 [M], Taf. 2, Fig. a–b, non *C. spinosus* „E", Abb. 8–11, 13–15, Taf. 1, Fig. a–h, Taf. 2, Fig. c–m [= *C. obesus*].

Lectotypus: Nach SPATH (1934: 487) soll es sich bei dem Original zu PHILIPPI (1901, Taf. 41, Fig. 1, erneut abgebildet bei URLICHS & MUNDLOS 1987a, Abb. 9) um den Holotypus handeln. PHILIPPI (1901: 405) führte jedoch weitere Syntypen von verschiedenen Fundpunkten auf. Deshalb wird das Abbildungsoriginal zu PHILIPPI (1901) zum Lectotypus designiert (IGGH 460764). Folgende Paralectotypen gehören zu *Ceratites spinosus*: MB C.7118, 7147, 7152–7153, 7155–7156, 7159, 7162–7165, 7176, 7182–7183, 7186, 7218, 7221, 7629, 8217, 8219, 8225. Bei weiteren Paralectotypen handelt es sich um *Ceratites obesus* (MB C.5637, 7148, 7150, 7154, 7158, 7160–7161, 7167, 7181, 7184–7185, 7187), *C. penndorfi* (MB C.7145, 7145, 7166), *C. postspinosus* (MB C.7157), *C. evolutus* (MB C.7172, 7175, 7186, 8219) und um *C. praecursor* (MB C.7173). Weitere von PHILIPPI (1901) erwähnte Paralectotypen, z. B. von der Lokalität „Neue Welt" bei Würzburg und von Roth bei Bad Mergentheim, sind in Würzburg (Mitt. Prof. Dr. G. GEYER) bzw. in Stuttgart nicht auffindbar.

Der Lectotypus ist ein adulter Makrokonch mit Nabelegression und schwacher Alterslobendrängung. Es sind 15 Septen auf der letzten halben Phragmokon-Windung vorhanden. Die relative Nabelweite beträgt auf der Wohnkammermitte NW1 = 28,9% und am Phragmokon-Ende NW2 = 27,4%. Der Steinkern ist nur halbseitig, bis etwa zur Medianebene erhalten, weshalb der Querschnitt von PHILIPPI (1901) zu schmal dargestellt wurde.

Locus typicus: Erfurt-Bischleben/Thüringen.

Stratum typicum: Obere Discites-Schichten (= heute *spinosus*- und *postspinosus*-Zone). Da die relativen Nabelweiten NW1 und NW2 im Bereich der Standardabweichung der Exemplare aus dem Tonhorizont β1 Württembergs liegen, stammt der Lectotypus wahrscheinlich aus der unteren *spinosus*-Zone (Abb. 8).

Allotypus: Von den Paralectotypen wird ein Mikrokonch (MB C. 8225) zum Allotypus designiert (Taf. 8, Fig. 4). Maße: D2 = 7,5 cm, NW2 = 26,7%, Q2 = 87%.

Locus typicus: Thüringen, näherer Fundort unbekannt.

Stratum typicum: *spinosus*-Zone.

Material (vermessen): 21 Makro- und 21 Mikrokonche sowie 60 juvenile von der Basis des Tonhorizont β1 von Heckfeld (SMNS 26836/11–100); 17 Makro- und 8 Mikrokonche aus Neudenau (SMNS 24490/11–34, 24499/1, 3).

Maße: Siehe Tab. 3.

Beschreibung. – Die adulten Exemplare von *Ceratites spinosus* aus dem Tonhorizont β1 von Heckfeld und Neudenau sind in Gehäusebau und Skulptur nicht zu unterscheiden. Sie sind schwach evolut-serpenticon und haben juvenil einen hoch rechteckigen und adult einen nahezu quadratischen Windungsquerschnitt mit

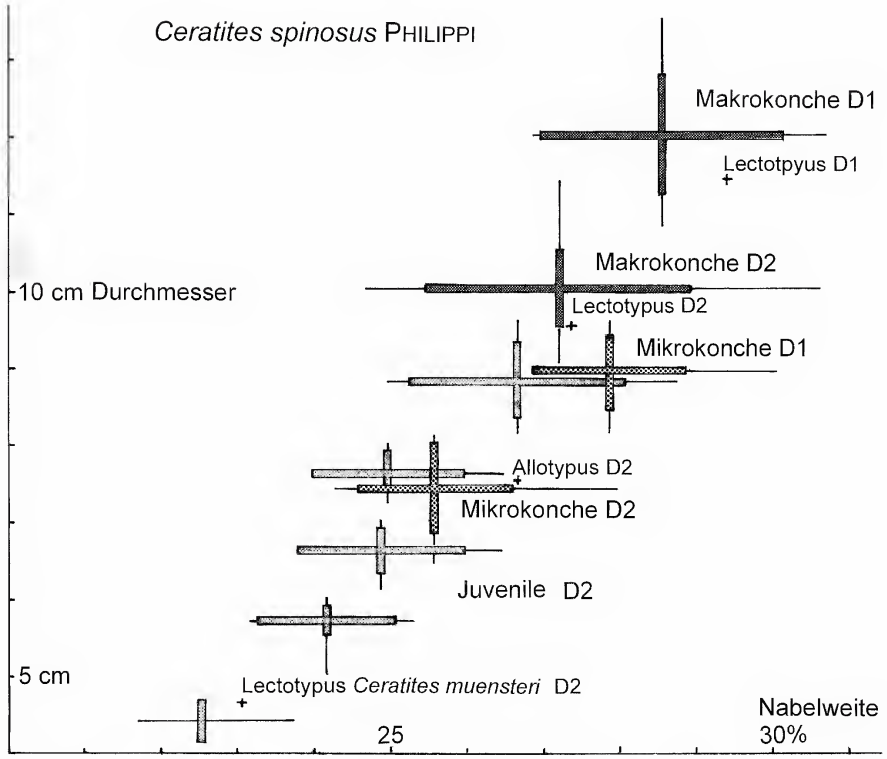


Abb. 8. Allometrische Zunahme der relativen Nabelweite bei *Ceratites spinosus* PHILIPPI, *spinosus*-Zone, Heckfeld/Main-Tauber-Kreis. Legende siehe Abb. 3, Maße und vermessene Exemplare: Tab. 3.

schwach gewölbter Ventralseite und schräg einfallender Nabelwand (Maße siehe Tab. 3).

Bei Jugendexemplaren sind die Rippen anfangs trichotom und bis zum Durchmesser von 5,5–6,0 cm kräftig dichotom. Selten treten vereinzelt dichotome Rippen bei Makrokonchen noch bis zu 9,0 cm Durchmesser auf. Bei juvenilen und adulten Exemplaren befinden sich auf der letzten halben Phragmokon-Windung 5–6 schmale Lateralrippen. Die Einfachrippen setzen bei Mikrokonchen normalerweise deutlich früher ein als bei Makrokonchen. Sie entspringen am Nabelrand und haben kräftige, längliche Knoten auf der Flankenmitte, sowie eine deutliche Einsattelung zwischen der Flankenmitte und den ventrolateralen Dornen. Letztere waren bei adulten Exemplaren ursprünglich durch je einen Querboden von der Wohnkammer abgetrennt. Meistens ist nur der Sockel bis zum Querboden als abgestumpfter Knoten überliefert. Die Lateralknoten werden nicht durch die nächst jüngere Windung überdeckt. Die ventrolateralen Dornen sind meistens gegenständig und selten alternierend angeordnet, wie es WENGER (1956: 226) und REIN (2004) beschrieben. Die ventrolateralen Dornen sind auf der Wohnkammer von Makrokonchen im Vergleich zu den Mikrokonchen besonders kräftig entwickelt. Dies wird als Skulpturwechsel gedeutet, d.h. variocostate Skulptur ist auch hier vorhanden.

Die Septen stehen meistens radial, selten proklin oder retrovers. Bei einigen Exemplaren von Heckfeld ist der Externsattel gekerbt. Derartige gekerbte Externsättel (= Marginalsattel bei REIN 2004) bzw. gekerbte Externloben wurden von WENGER (1956, Taf. 12, Fig. 1, Abb. 1) und REIN (2004, Taf. 5) abgebildet. Die Wohnkammerlänge umfasst bei Makrokonchen von Neudenau meistens etwa 170°, selten 180° und bei Mikrokonchen 160–180°. Die häufig auf der Ventralseite von Skulptursteinkernen erhaltenen Anwachsstreifen sind als proklin verlaufende Halbkreise ausgebildet. Im Gegensatz hierzu sind die Flanken meistens korrodiert und deshalb glatt. In diesem Fall sind die Flanken durch eine schwache Kante am Ventralrand von der Ventralseite getrennt. Bei einem Makrokonch von Neudenau (SMNS 24490/10) verlaufen die Anwachsstreifen auf der Flanke gerade proklin, biegen am Ventralrand in einem knappen Bogen nach vorne um und bilden auf der Ventralseite ein schuhlöffelförmiges Rostrum. Hierbei handelt es sich um auf den Steinkern aufgeprägte feine Anwachsstreifen. Die Schaleninnenseite, und damit auch der Steinkern, sind glatt, wie an einem Exemplar mit teilweise erhaltener Ersatzschale aus Weissach (Kreis Böblingen, SMNS 14635) zu erkennen ist: Bei ihm befinden sich Anwachsstreifen nämlich nur auf der Außenseite der Ersatzschale und nicht auf dem Steinkern.

Bei *Ceratites spinosus* ist eine bimodale Größenverteilung adulter Exemplare vorhanden (Abb. 7). Bei Makrokonchen sind meistens 16, selten maximal 21 Septen auf der letzen halben Phragmokon-Windung vorhanden, wovon 2–7 Septen die Alterslobendrängung umfassen. Bei Mikrokonchen sind selten die letzten 2, meistens 3–9 Septen gedrängt (Tab. 3, Spalte Lo). Die Alterslobendrängung ist bei den Exemplaren aus dem Tonhorizont β1 von Heckfeld von 6,9–8,1 cm (Mittelwert = 7,4±0,6 cm) bei Mikrokonchen und bei Makrokonchen von 9,0–11,4 cm Phragmokon-Durchmesser (Mittelwert = 10,0±0,5 cm) vorhanden (Abb. 8, Taf. 8, Fig. 5–6). Bei den kleineren Makro- bzw. Mikrokonchen sind weniger Septen gedrängt, während die Drängung bei den größeren lange anhält. Deshalb ist die Variation des Phragmokon-Durchmessers bei Adulten relativ groß (Tab. 3). Bei dem Material aus dem Tonhorizont β1 von Neudenau sind etwas größere Makrokonche häufig, weshalb der Mittelwert mit 10,3±0,6 cm etwas größer ist.

Der Mittelwert der Mikrokonche von Heckfeld ist um 26% und der von Neudenau um 20 % kleiner als der der Makrokonche. Bei juvenilen Exemplaren nimmt die relative Nabelweite zwischen 5,0 und 8,0 cm Durchmesser allmählich etwas zu. Am Phragmokon-Ende von Makro- und Mikrokonchen ist sie geringfügig größer als bei juvenilen Exemplaren gleicher Größe. Bis zur Wohnkammermitte nimmt die relative Nabelweite bei Makro- und Mikrokonchen nochmals geringfügig zu (Tab. 3, Abb. 8). Damit ist die Nabelegression statistisch belegt.

Bei stratigraphisch jüngeren Exemplaren aus Schichten 1,5–2,5 m über dem Tonhorizont β1 sind die Makrokonche mit maximal 12 cm Phragmokon-Durchmesser etwas größer. Bei ihnen beginnen die Lateralrippen bereits auf der schrägen Nabelwand. Die Einsattelung zwischen Lateralknoten und ventrolateralen Knoten ist schwach ausgeprägt, und die Rippen stehen mit 7 pro halbe Windung etwas enger. Damit sind die Merkmale der Tochterart *Ceratites penndorfi* ansatzweise bereits vorhanden. Die Gehäuseform entspricht jedoch noch vorliegender Art. Auch bei Adulten aus dieser Schicht sind zwei Maxima des Phragmokon-Durchmesser, d.h. Makro- und Mikrokonch, vorhanden.

Bemerkungen. – Entsprechend der Originalbeschreibung beschränkte RIEDEL (1916: 56) „*Ceratites spinosus* auf evolute Formen mit starken Außendornen." WEN-

GER (1957) schloss engnabelige Exemplare mit in diese Art ein. Ausgehend vom Lectotypus wird *C. spinosus* nun wieder im Sinne von PHILIPPI (1901) und RIEDEL (1916) verstanden.

Der Lectotypus von *Ceratites muensteri* (PHILIPPI 1901, Taf. 39, Fig. 1, URLICHS & MUNDLOS 1987a, Abb. 13) weist mit 14 Septen auf der letzten halben Phragmokon-Windung noch keine Alterslobendrängung auf. Er hat die gleiche Gehäuseform und die gleiche Berippung mit 5 Lateralknoten und 10 ventrolateralen Dornen auf der letzten halben Phragmokon-Windung wie Jugendexemplare gleicher Größe bei vorliegender Art. Auch die relative Nabelweite liegt mit 23,1% bei 4,7 cm Durchmesser in der Variationsbreite der juvenilen Exemplare von *C. spinosus* dieser Größe (Abb. 8). Damit wird die Vermutung von WENGER (1957: 79) bestätigt (siehe auch URLICHS & MUNDLOS 1990: 64; REIN 1999a, 2001): *C. muensteri* ist ein subjektives Synonym zu Letzterem.

Der Holotypus von *Ceratites spinosus capricornu* WENGER hat Nabelegression und beginnende Lobendrängung. Mit der relativen Nabelweite von NW2 = 29,2% am Phragmokon-Ende fällt er in die Standardabweichung vorliegender Art (Tab. 3). Die Rippen der letzten Windung stehen etwas dichter als beim Lectotypus von *C. spinosus*. Die Innenwindungen der nicht abgebildeten Seite zeigen kräftige, kurze Lateralrippen, die von der nächst jüngeren Windung nicht verdeckt sind.

Beim Holotypus von *C. evolutus papillatus* WENGER handelt es sich um ein juveniles Exemplar mit 8,4 cm Phragmokon-Durchmesser, 25,9% relativer Nabelweite und mit besonders kräftig dichotom beripptem Phragmokon. Diese Merkmale treffen auf *C. spinosus*, nicht auf *C. evolutus* zu.

Beziehungen. – Die Stammart *Ceratites evolutus* unterscheidet sich durch größere relative Nabelweite, flache Ventralseite, kräftigere Berippung mit kräftigen, lang gezogenen Lateralknoten sowie im Adultstadium durch keine Einsattelung zwischen Lateralknoten und ventrolateralen Dornen. Die Tochterart *C. penndorfi* ist durch einen höheren Querschnitt, durch dichter stehende, stärker proklin geneigte Rippen und durch kleinere ventrolaterale Dornen charakterisiert. Die Rippen beginnen auf den Flanken in Nabelnähe und verlaufen proklin mit einer schwachen Einsattelung und münden in die kleinen, ventrolateralen Dornen. Der in der *spinosus*-Zone vorkommende *Ceratites obesus* unterscheidet sich von vorliegender Art durch schmälere Rippen sowie glatte Flanken auf den Innenwindungen und vor allem durch eine deutlich geringere relative Nabelweite (Abb. 7, 8).

Vorkommen: Ober-Anisium, *spinosus*-Zone von Lothringen, Nord- und Südbaden, Nord- und Südwürttemberg (1,5 m über dem Tonhorizont α bis 1,5–2,0 m unter dem Tonhorizont β2, Abb. 1), Unter- und Oberfranken, Thüringen, Nordhessen, Niedersachsen, Sachsen-Anhalt, Brandenburg (Rüdersdorf) und Polen (Oberschlesien und Heiligkreuzgebirge).

Ceratites evolutus PHILIPPI, 1901

Taf. 9, Fig. 1–6, Abb. 9

	*1901	*Ceratites evolutus* n. sp. – PHILIPPI, S. 405–406, Taf. 42, Fig. 1 [M], Fig. 2 [juv.].
v	1901	*Ceratites* ex aff. *evolutus* E. PHIL. – PHILIPPI, S. 406, Taf. 43, Fig. 1 [juv.]. – [Früher in Coll. WAGNER/Zwätzen, heute MB C.7205].
pars	1916	*Ceratites evolutus* var. n. *tenuis*. – RIEDEL, S. 42–43, Taf. 10, Fig. 2 [juv., M], non Taf. 18, Fig. 5 [= *C. praecursor*].
	1916	*Ceratites praespinosus* n. sp. – RIEDEL, S. 54–55, Taf. 12, Fig. 5 [juv.?], 6 [m?], Taf. 13, Fig. 1.
	1916	*Ceratites evolutus* E. PHIL. var. – STOLLEY, S. 130–131, Taf. 20, Fig. 3, 7 [juv.].

	1916	*Ceratites evolutus* E. PHIL. var. *subspinosus* STOLLEY. – STOLLEY, S. 131, Taf. 20, Fig. 4 [juv.].
v	1951	*Ceratites evolutus* PHILIPPI emend. RIEDEL. – PENNDORF, Taf. 3, Fig. 19 [juv.].
	1955	*Ceratites evolutus evolutus* PHILIPPI. – ROTHE, S. 289–290.
	1955	*Ceratites evolutus tenuis* RIEDEL. – ROTHE, S. 290, Taf. 3, Fig. 11 [m].
	1955	*Ceratites subspinosus subspinosus* STOLLEY. – ROTHE, S. 292, Taf. 4, Fig. 15 [M].
	1955	*Ceratites subspinosus macer* n. sp. – ROTHE, S. 292, Taf. 3, Fig. 14 [m].
?	1955	*Ceratites praespinosus* RIEDEL. – ROTHE, S. 293.
v	1957	*C. (Acanthoceratites) evolutus evolutus* PHILIPPI. – WENGER, S. 84, Taf. 12, Fig. 8 [M].
v	1957	*C. (Acanthoceratites) evolutus tenuis* RIEDEL s. c. – WENGER, S. 84, Taf. 12, Fig. 2 [juv.].
v	1957	*C. (Acanthoceratites) evolutus parabolicus* n. subsp. – WENGER, S. 85, Taf. 12, Fig. 3 [m].
v	1957	*C. (Acanthoceratites) evolutus subspinosus* STOLLEY. – WENGER, S. 84–85, Taf. 12, Fig. 7 [juv.].
v	1957	*C. (Acanthoceratites) evolutus bispinatus* n. subsp. – WENGER, S. 87, Taf. 12, Fig. 9–10 [juv.].
	1969	*Ceratites evolutus* PHILIPPI. – MÜLLER, S. 412–413, Abb. 1, 2 [M].
v pars	1970	*Ceratites evolutus* cf. *evolutus* PHILIPPI. – MUNDLOS, S. 412–413, Abb. 1a, d–e, 2, 3 [juv.], non Abb. 1c [= *C. praecursor*].
?	1970	*Ceratites (Acanthoceratites) evolutus bispinatus* WENGER fastigatus. – MÜLLER, S. 308, Abb. 5 [M]. – [1970b].
	1970	*Ceratites (Acanthoceratites) evolutus* cf. *subspinosus* STOLLEY. – MÜLLER, S. 635, Taf. 1, Fig. 1–2 [juv.]. – [1970d].
	1975	*Ceratites (Acanthoceratites) evolutus* PHILIPPI. – MÜLLER, Taf. 4, Fig. 3 [juv.], Taf. 5, Fig. 2 [M].
	1986	*C. (A.) evolutus subspinosus* STOLLEY. – REIN, Taf. 2, Fig. 11–12.
	1989	*Ceratites (A.) evolutus tenuis* RIEDEL. – REIN, S. 51, Taf. 2, Fig. 4 [juv.].
v	1990	*Ceratites (Acanthoceratites) spinosus praespinosus* RIEDEL. – URLICHS & MUNDLOS, Taf. 1, Fig. 1 [juv.].
v	1990	*Ceratites (Opheoceratites) evolutus evolutus* PHILIPPI. – URLICHS & VATH, Taf. 5, Fig. 1 [juv.].
v	1990	*Ceratites (Opheoceratites) evolutus subspinosus* WENGER. – URLICHS & VATH, Taf. 5, Fig. 2 [juv.].
v	1990	*Ceratites (Opheoceratites) evolutus bispinatus* WENGER. – URLICHS & VATH, Taf. 6, Fig. 2 [juv.].
	1995	*Ceratites evolutus* PHILIPPI, forma *conclusa*. – REIN, S. 177, 179, Abb. 3, 5 [juv.], 8?
	1997	*Ceratites evolutus* PHILIPPI. – REIN, S. 202, Abb. 5 = Abb. 10 [juv.].
v	2002	*Ceratites (Acanthoc.) evolutus*. – ZEEH & HAGDORN, Abb. 4b [juv.].

Lectotypus: Das Original zu PHILIPPI (1901, Taf. 42, Fig. 1) wurde von WENGER (1957: 84) zum Lectotypus designiert; Aufbewahrung früher MB; es wird seit 1945 vermisst. Gipsabgüsse davon sind in verschiedenen Museen vorhanden. Durch die Abbildung und die Beschreibung bei PHILIPPI (1901) sowie durch den Abguss ist vorliegende Art ausreichend charakterisiert, so dass es sich erübrigt, einen Neotypus aufzustellen.

Locus typicus: Unbekannt.

Stratum typicum: *C. evolutus* kommt nach PHILIPPI (1901: 406) unter *C. spinosus* und über *C. compressus*, d.h. in der *evolutus*-Zone vor. Das Stratum typicum kann nicht eingeengt werden, da der Phragmokon-Durchmesser des Lectotypus mit 10,1 cm gleich groß wie der der größten Exemplare aus der *evolutus*-Zone (von der Spiriferinabank bis zum Tonhorizont α) ist.

Es liegen noch einige Paralectotypen vor (MB C.7205, 7207–7209, 7217, 7220). Bei dem Exemplar aus Schwäbisch Hall-Tullau (SMNS 21081) soll es sich nach PHILIPPI (1901) um ein Übergangsexemplar zu *C. spinosus* handeln; nach den Messwerten und der Skulptur ist es ein *Ceratites spinosus* mit etwas korrodierten ventrolateralen Dornen (abgebildet bei URLICHS 1995, S. 310 links).

Allotypus: Da sich unter den Paralectotypen kein geeigneter Mikrokonch befindet, wird kein Allotypus designiert.

Material (vermessen): 26 Makro- und 27 Mikrokonche, 1,0 m unter Tonhorizont α von Bruchsal (IGPT CP/08350, GZG 1278, SMNK Pal.4324); 33 Makrokonche, 8 Mikrokonche von der Basis des Tonhorizont α von Neudenau (SMNS 23080, 24449/2–39, 24488); 16 Makrokonche von der Oberfläche der Spiriferinabank von Sindelfingen-Darmsheim (SMNS 25254/2–17).

Maße: Siehe Tab. 3.

Beschreibung. – *Ceratites evolutus* aus Bruchsal und Neudenau ist in Steinkernerhaltung, aus Sindelfingen-Darmsheim teilweise mit Ersatzschale erhalten. Bei der Gehäusemorphologie und Größe sind keine Unterschiede zwischen dem Material dieser drei Fundstellen zu erkennen. Jedoch ist eine große Variabilität bei der Skulptur vorhanden, die z. T. durch unterschiedliche Erhaltung bedingt ist. *Ceratites evolutus* ist schwach serpenticon und weist juvenil einen hochrechteckigen und adult einen nahezu quadratischen Windungsquerschnitt auf (Tab. 3, Spalte NW1 und NW2). Die relative Nabelweite nimmt von mäßig evolut auf den Innenwindungen zu evolut im Adultstadium zu (Tab. 3). Bei dieser Art ist eine große Variation der Lateralrippen und ventrolateralen Dornen von schwach bis sehr deutlich ausgeprägt bei Exemplaren aus ein und derselben Schicht vorhanden. Allerdings wurde besonders kräftige Skulptur bei den stratigraphisch jüngeren Exemplaren häufiger gefunden. Zwischen den stark und schwach berippten Exemplaren sind keine Unterschiede in der Gehäusemorphologie vorhanden. Mindestens die letzten anderthalb Windungen sind bei adulten Exemplaren einfachrippig. Die scharfen Einfachrippen der äußeren Windungen stehen weit auseinander, meistens sind es 5, selten 6 pro halbe Windung. Sie verlaufen proklin gebogen bis gerade radial. Die Berippung der Innenwindungen ist bis zu einem Durchmesser von 3,5 cm trichotom, bis 5,0 cm dichotom und dann einfachrippig. Auf den Lateralrippen sitzen auf der Flankenmitte längliche Dornen. Zwischen ihnen und den kleinen ventrolateralen Dornen ist die Einsattelung bis zu 6–8 cm Durchmesser deutlich und danach schwach ausgebildet. Sie verschwindet auf der Wohnkammer bei 9–10 cm Durchmesser völlig. Die Septen verlaufen meistens radial, selten proklin oder retrovers. Selten tritt Kerbung von Extern- und Lateralsattel auf (Riedel 1916, Taf. 18, Fig. 5).

Die Exemplare aus dem Ceratitenpflaster der unteren *evolutus*-Zone von Sindelfingen-Darmsheim (Taf. 9, Fig. 5) sind z. T. mit Ersatzschalenresten erhalten. Bei ihnen ist der Mittelwert der relativen Nabelweite geringer als bei den übrigen Vorkommen, da die Ersatzschale an der Naht besonders dick ist. Die ventrolateralen Dornen sind spitz und hohl. Zusätzlich sind sie bei Schalenerhaltung durch Schalenverdickungen besonders groß. Die Lateralrippen sind auf der Flankenmitte zu schwachen bis deutlichen Knoten angeschwollen. Besonders kräftig sind sie, wenn die verdickte Schale über den Lateralknoten erhalten ist. Die Anwachsstreifen sind auf den Resten der Ersatzschale schwach sichelförmig proklin geneigt ausgebildet. Mit dem Mittelwert von 8,1±0,9 cm Phragmokon-Durchmesser fallen die Sindelfinger Makrokonche in die Standardabweichung der Exemplare von den anderen Fundpunkten (Tab. 3). Die Nabelegression wurde durch geringfügig größere relative Nabelweite und durch geringere Scheibenzunahmen auf der Wohnkammermitte nachgewiesen. Mikrokonche wurden in Darmsheim nicht gefunden.

Teile eines großen Ceratitenpflasters von einer Schichtunterfläche 1,0 m unter dem Tonhorizont α (untere *evolutus*-Zone) von Bruchsal befinden sich in verschie-

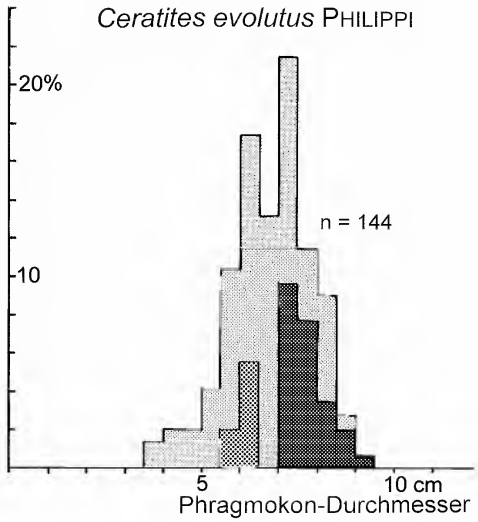


Abb. 9. Größenverteilung der Phragmokone von Makro- und Mikrokonchen sowie juvenilen Exemplaren bei *Ceratites evolutus* PHILIPPI, *evolutus*-Zone, Neudenau/Kreis Heilbronn. Legende siehe Abb. 7.

denen Instituten. Die in Karlsruhe, Tübingen und Göttingen aufbewahrten Platten wurden untersucht. Da alle Exemplare (Taf. 9, Fig. 4, 6) nur von der Unterseite sichtbar sind, ließ sich die Windungsbreite nicht ermitteln. Bei *C. evolutus* umfasst die Alterslobendrängung meist nur die letzten zwei bis drei Septen, selten bis zu 5 Septen. Die Nabelegression ist bereits am Ende des Phragmokons deutlich ausgeprägt. Die Wohnkammer fehlt allerdings häufig, oder sie ist unvollständig erhalten, weshalb die Nabelegression in diesem Fall statistisch nicht belegt werden kann (Tab. 3). Die Berippung ist gegenüber den Sindelfinger Exemplaren, besonders bei den Makrokonchen, meistens deutlich gröber und nur selten schwächer. Außerdem sind die Rippen bei den Makrokonchen auf der Wohnkammer deutlich kräftiger ausgebildet als bei den Mikrokonchen, d. h. auch hier ist variocostate Berippung vorhanden. Die Exemplare von der Basis des Tonhorizonts α von Neudenau (obere *evolutus*-Zone, Taf. 9, Fig. 1–3), die aus einem Niveau 1,0 m über dem Bruchsaler Pflaster stammen, sind etwa gleich groß wie die stratigraphisch älteren. Die Zunahme der relativen Nabelweite und die Abnahme der Scheibenzunahme vom Phragmokon-Ende bis zur Wohnkammermitte wurden statistisch belegt (Tab. 3). Wie bei den Bruchsaler Exemplaren sind ebenfalls zwei Maxima adulter Exemplare, Makro- und Mikrokonche, mit einer kleinen Lücke dazwischen, vorhanden (Abb. 9, Tab. 3). Somit ist hier Dimorphismus nachgewiesen. Der Mittelwert der Mikrokonche von Bruchsal und Neudenau erreicht 82% bzw. 78% der Makrokonche.

Bemerkungen. – Bei einem von MÜLLER (1969) beschriebenen Exemplar mit „Eierbeutel" in der Wohnkammerfüllung war bisher unklar, ob es sich um einen Makro- oder Mikrokonch handelt (S. 52). Bei den Lectotypen von *Ceratites evolutus tenuis* RIEDEL (1916, Taf. 10, Fig. 2) und *C. praespinosus* RIEDEL (1916, Taf. 12, Fig. 5) handelt es sich um Jugendexemplare ohne Alterslobendrängung und ohne Nabelegression. Gehäuseform, Rippenverlauf und -dichte sowie die Rippenform sind

gleich ausgebildet wie auf den entsprechend großen Innenwindungen des Lectotypus von *Ceratites evolutus*. Der Holotypus von *Ceratites evolutus parabolicus* (WENGER 1957, Taf. 12, Fig. 3) hat beginnende Lobendrängung, Nabelegression und schwache Skulpturreduktion auf der Wohnkammer. Seine Rippen sind proklin gebogen wie beim Lectotypus von *C. evolutus* (PHILIPPI 1901, Taf. 42, Fig. 1). Auch die Gehäuseform und die Rippendichte stimmen mit den Innenwindungen des Lectotypus überein. Lediglich der Querschnitt ist bei ihm schmäler. Dies ist durch Anlösung beider Flanken verursacht. Hierauf deuten Kanten an beiden Ventralrändern, die durch Anlösung der Flanken entstanden sind.

Beziehungen. – Der zusammen mit *Ceratites evolutus* auftretende *C. praecursor* unterscheidet sich vor allem durch deutlich geringere relative Nabelweite, glatte Flanken auf den frühen Innenwindungen, stärker gewölbte Ventralseite, höheren, schmäleren Querschnitt und durch dichter stehende, schärfere, gerade verlaufende Rippen vor allem auf den Innenwindungen. Bei ihm haben die Rippen nur eine schwache Einsenkung zwischen Lateralrippen und ventrolateralen Dornen. Die Tochterart *C. spinosus* unterscheidet sich durch kräftige ventrolaterale Dornen, kräftigere Lateralrippen und engeren Nabel. *C. obesus* hat zum Unterschied glatte Flanken auf den Innenwindungen, kräftige ventrolaterale Dornen und bedeutend engeren Nabel. *C. postspinosus* ist wesentlich engnabeliger und hat schwächere Lateralskulptur. Der ebenfalls weitnabelige *C. raricostatus* RIEDEL aus der *compressus*-Zone unterscheidet sich durch Fehlen von ventrolateralen Dornen und durch kräftiger gerundete Ventralseite. Außerdem sind die Lateralrippen am Nabelrand und nicht auf der Flankenmitte am kräftigsten ausgebildet.

Vorkommen: Ober-Anisium, *evolutus*-Zone von Lothringen, Nord- und Südbaden, Nord- und Südwürttemberg (0,3–0,5 m unter der Spiriferinabank [URLICHS 1993b: 211] bis 1 m über dem Tonhorizont α, Abb. 1), Unter- und Oberfranken, Thüringen, Nordhessen, Niedersachsen (Harzrand, Lüneburg), Brandenburg (Rüdersdorf) sowie von Polen (Oberschlesien).

Ceratites praecursor RIEDEL, 1916

Taf. 10, Fig. 1–5

	*1916	*Ceratites praecursor* n. sp. – RIEDEL, S. 53–54, Taf. 12, Fig. 3–4 [juv.].
pars	1916	*Ceratites evolutus* var. n. *tenuis*. – RIEDEL, Taf. 18, Fig. 5 [m], non S. 42–43, Taf. 10, Fig. 2 [= *C. evolutus*].
	1916	*Ceratites praespinosus* RIEDEL. – STOLLEY, S. 134, Taf. 20, Fig. 8 [juv.?].
	1949	*Ceratites fastigiopraespinosus* n. sp. – ROTHE, S. 30, Taf. 4, Fig. 10.
?	1955	*Ceratites praecursor* RIEDEL. – ROTHE, S. 293.
?	1955	*Ceratites armatus* E. PHILIPPI. – ROTHE, S. 291, Taf. 3, Fig. 13 [juv.?].
	1955	*Ceratites fastigiotenuis* n. sp. – ROTHE, S. 290, Taf. 3, Fig. 11 [juv.]. – [Aufbewahrung SMNK trm 38].
v pars	1957	*C. (Acanthoceratites) evolutus praecursor* RIEDEL s. c. – WENGER, S. 85, Taf. 12, Fig. 5–6 [juv.], non Taf. 12, Fig. 4 [= *C. obesus*].
v	1962	*Ceratites armatus* PHILIPPI. – BUSSE, S. 89–90, Taf. 10, Fig. 4–7 [juv.].
non	1970	*Ceratites (Acanthoceratites)* cf. *evolutus praecursor* RIEDEL. – MÜLLER, S. 636, Taf. 1, Fig. 3–4 [indet.]. – [1970d].
v pars	1970	*Ceratites evolutus* cf. *evolutus* PHILIPPI. – MUNDLOS, Abb. 1c [juv.], non S. 412–413, Abb. 1a, 1d–e, 2, 3 [= *C. evolutus*].
	1978	*Ceratites (Acanthoceratites) evolutus subspinosus* STOLLEY. – MÜLLER, Abb. 3–7, Taf. 2, Fig. 1–4 [M].
v	1990	*Ceratites (Acanthoceratites) spinosus praecursor* RIEDEL. – URLICHS & VATH, Taf. 5, Fig. 3 [juv.].
non	2003	*Ceratites (Ceratites)* aff. *praecursor* RIEDEL. – NIEMEYER, S. 54.

Lectotypus: Das Original zu RIEDEL (1916, Taf. 12, Fig. 3) wurde von WENGER (1957: 85) zum Lectotypus designiert. Dieses und die Paralectotypen wurden 1944 in Braunschweig vernichtet. Gipsabgüsse des Lectotypus befinden sich in verschiedenen Museen. Durch die Abbildung und Beschreibung bei RIEDEL (1916) sowie den Gipsabguss ist diese Art ausreichend charakterisiert. Deshalb erübrigt es sich, einen Neotypus aufzustellen. Es handelt sich um ein juveniles Exemplar ohne Alterslobendrängung und ohne Nabelegression. Auf dem hinteren Viertel der Wohnkammer bis 5,5 cm Durchmesser ist die für Jugendexemplare typische dichotome Berippung vorhanden.

Locus typicus: Remlingen/Kreis Wolfenbüttel, Niedersachsen.

Stratum typicum: Nach RIEDEL (1916: 89) unmittelbar unter *Ceratites praespinosus*, in der *praecursor*-Subzone (= heute: obere *evolutus*-Zone). Diese Art kommt in der gesamten *evolutus*-Zone Nordwürttembergs vor.

Allotypus: Da kein geeignetes Exemplar gleichen Alters aus dem Typusgebiet (Umgebung von Wolfenbüttel) vorliegt, wird kein Allotypus designiert.

Material (vermessen): 16 Makro- und 6 Mikrokonche aus dem Tonhorizont α von Neudenau (SMNS 25256/3–25); 8 Makro- und 19 Mikrokonche, 1,00 m unter Tonhorizont α von Bruchsal (GZG ohne Nr., IGPT ohne Nr., SMNK Pal.4324); 10 Makro- und 4 Mikrokonche von der Oberfläche der Spiriferinabank von Sindelfingen-Darmsheim (SMNS 25253/3–16).

Maße: Siehe Tab. 3.

Beschreibung. – Die Exemplare von der Spiriferinabank bis zum Tonhorizont α unterscheiden sich morphologisch und in der Größe nicht, weshalb sie zusammen beschrieben werden. *Ceratites praecursor* ist mäßig involut, juvenil mit hochrechteckigem Querschnitt und adult nahezu quadratischem Querschnitt (Q = 86–92%). Jugendexemplare sind mäßig involut (NW2 = 22,0–22,5%) und Adulte etwas evoluter (Maße Tab. 3). Die frühen Innenwindungen sind auf den Flanken glatt. Daran schließt sich dichotome Berippung bis etwa 4,5–5,5 cm Durchmesser und dann 1,5 Windungen einfache Berippung bis zum Wohnkammerende an. Die Einfachrippen sind scharf und schmal. Es befinden sich selten 6 oder 8, meistens 7 Rippen auf einer halben Windung. Sie beginnen auf der Nabelwand und verlaufen auf den Flanken gerade, leicht proklin geneigt. Sie sind zwischen Lateralrippe und ventrolateralem Dorn kaum eingesenkt und biegen am Ventralrand proklin um. Die Einsattelung verschwindet auf der Wohnkammer bei 8,0–8,5 cm Durchmesser. Ab 5,0 cm Phragmokon-Durchmesser treten ventrolaterale Hohlstacheln auf, von denen meistens nur ein abgestumpfter Knoten überliefert ist.

Die Adultmerkmale Alterslobendrängung, Nabelegression und Skulpturreduktion am Wohnkammerende sind vorhanden. Es sind zwei Maxima beim Phragmokon-Durchmesser adulter Exemplare vorhanden (Tab. 3). Damit ist Dimorphismus belegt. Die Mikrokonche erreichen im Mittel beim Bruchsaler Material 84% des Phragmokon-Durchmessers der Makrokonche bzw. 81% beim Neudenauer Vorkommen. Wie bei den anderen Arten ist auch die Scheibenzunahme auf der Wohnkammermitte (= S1) geringer als am Phragmokon-Ende (= S2).

Beziehungen. – Die Tochterart *Ceratites obesus* ist engnabeliger und hat einen breiteren Querschnitt und schwächere Lateralrippen. Weitere Beziehungen siehe *C. evolutus*.

Vorkommen: Ober-Anisium, *evolutus*-Zone von Nord- und Südbaden, Nord- und Südwürttemberg (0,5 m unter der Spiriferinabank bis 1 m über dem Tonhorizont α, Abb. 1), in Unter- und Oberfranken, Thüringen, Nordhessen, Niedersachsen und Brandenburg (Rüdersdorf).

Ceratites atavus Philippi, 1901

Taf. 11, Fig. 1–3, Abb. 10

	*1901	*Ceratites atavus* n. sp. – Philippi, S. 393–394, Taf. 34, Fig. 1 [m], Fig. 2–3 [juv.].
v	1980	*Paraceratites (Progonoceratites) atavus atavus* (Philippi). – Urlichs & Mundlos, S. 8–10, Taf. 1, Fig. 1–2 [m], 3 [juv.], Abb. 3b–c, 4b–c, 5–6. – [Mit weiterer Synonymie].
v	1985	*Paraceratites (Progonoceratites) atavus atavus* (Philippi). – Urlichs & Mundlos, Abb. 6b–g [juv.].
	1988	*Paraceratites (Progonoceratites)* cf. *flexuosus* Phil. – Rein, Abb. 1–2 [juv.]. – [1988c].
v	1990	*Paraceratites (Progonoceratites) atavus atavus* (Philippi). – Urlichs & Vath, Taf. 1, Fig. 1 [m].
	2001	*Ceratites atavus*, (Typ „E"). – Rein, Abb. 3–4.
pars	2004	*C. flexuosus*, „E". – Rein, Abb. 17–18, 20, non *C. flexuosus*, „P", Abb. 19.

Lectotypus: Als Lectotypus wurde das Original zu Philippi (1901, Taf. 34, Fig. 1) von Spath (1934: 467) designiert; Aufbewahrung früher MB. Es wird seit 1945 vermisst. Gipsabgüsse davon befinden sich in verschiedenen Sammlungen. Der Lectotypus ist ein juveniler Mikrokonch mit Skulpturreduktion ab der Wohnkammermitte, aber ohne Alterslobendrängung und ohne Nabelegression. Durch die Abbildung und Beschreibung bei Philippi (1901) ist diese Art ausreichend charakterisiert. Deshalb erübrigt es sich, einen Neotypus aufzustellen.

Locus typicus: Thüringen, näherer Fundort unbekannt.

Stratum typicum: Nach Philippi (1901: 396) „unterster Teil der Nodosus-Schichten". Horizontiertes Material ist aus der *atavus*-Zone aus Niedersachsen, Nordhessen, Thüringen, Unter- und Oberfranken sowie aus Nordbaden, Nord- und Südwürttemberg bekannt.

Allotypus: Da das Stratum typicum nicht genau zu ermitteln ist, wird auf die Aufstellung eines Lectotypus verzichtet.

Material (vermessen): 11 Makro- und 17 Mikrokonche sowie 45 juvenile Exemplare aus den Haßmersheimer Mergelschiefern 3 von Remseck-Neckarrems bei Stuttgart (SMNS 24503–24505, 24507–24528, 24530–24542, 24544, 24546, 24548, 24555, 24560, 24569, 24578, 24586, 24590, 24593–24595, 24598–24599, 24605–24606, 24612, 24614, 24621–24622, 24638, 24641–24642, 24646, 24705, 24707, 24710, 24712, 24714, 24720, 24724–24725, 24737, 24743; MHI 3 Exemplare ohne Nr.; 7 Exemplare aus Privatsammlung); 4 Makro- und 16 Mikrokonche aus der Göttinger Gegend und vom nördlichen Harzrand (GZG 83–251, 303, 1189, 1284, 1361, 1416, 1419, 1448, 1612, 2788, 1 Exemplar ohne Nr.; IGPT 2 Exemplare ohne Nr.; SMNS 23066, 24562, 25320/1+3).

Maße: Siehe Tab. 3.

Beschreibung. – Siehe Urlichs & Mundlos (1980: 8–10) mit folgenden Ergänzungen: Die Alterslobendrängung tritt bei Makrokonchen aus Neckarrems (Taf. 11, Fig. 1) von 4,6–4,9 cm Phragmokon-Durchmesser (Mittelwert = 4,7±0,1 cm) und bei Mikrokonchen (Taf. 11, Fig. 2) bei 3,8–4,2 cm Phragmokon-Durchmesser (Mittelwert = 4,0±0,2 cm) auf. Bei adulten Exemplaren ist somit eine bimodale Größenverteilung vorhanden (Abb. 10). Der Mittelwert des Phragmokon-Durchmessers der Mikrokonche ist um 15% kleiner als der der Makrokonche.

Die Nabelegression ist auf der Wohnkammermitte adulter Exemplare als Knick am Nabelrand zu erkennen. Sie lässt sich jedoch statistisch nicht nachweisen, da kein Unterschied zwischen der relativen Nabelweite auf der Wohnkammermitte (= NW1) und der am Phragmokon-Ende (= NW2) vorhanden ist. Auch die Jugendexemplare haben die gleiche relative Nabelweite wie die Adulten (Tab. 3). Vermutlich ist die Nabelweite auf der adulten Wohnkammer wegen des überhängenden Nabels etwa die gleiche wie die am Phragmokon-Ende mit senkrechter Nabelwand. Auch

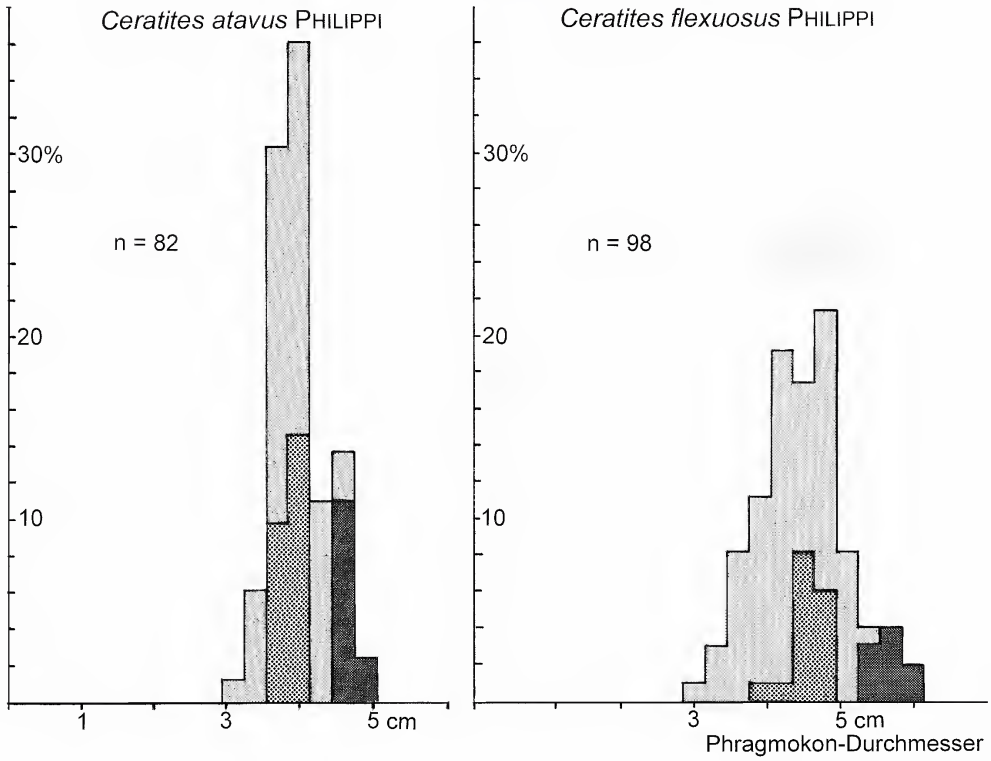


Abb. 10. Größenverteilung der Phragmokone von Makro- und Mikrokonchen sowie juvenilen Exemplaren bei *Ceratites atavus* PHILIPPI (links) und *Ceratites flexuosus* PHILIPPI (rechts), *atavus*-Zone, Remseck-Neckarrems bei Stuttgart. Legende siehe Abb. 7.

bei der Scheibenzunahme besteht zwischen Jugendexemplaren und Adulten am Phragmokon-Ende und auf der Wohnkammer kein Unterschied (Tab. 3).

Der Querschnitt ist hochoval. Die Messwerte schwanken wegen nicht abschätzbarer Kompaktion stark und sind deshalb als diagnostisches Merkmal unbrauchbar (vgl. Tab. 3). Höchstwahrscheinlich kommen die Exemplare mit den höchsten Werten der ursprünglichen Gehäuseform am nächsten. Die Ventralseite ist bei Juvenilen deutlich und auf der Wohnkammer Adulter flach gewölbt.

Die Innenwindungen sind bis zu etwa 2 cm Durchmesser glatt, dann tauchen schwach sichelförmige, sich gabelnde Rippen auf (Taf. 11, Fig. 3), die am Wohnkammerbeginn adulter Exemplare in ungegabelte Sichelrippen übergehen. Die kleinen Lateralknötchen auf der Flankenmitte sind rund und spitz. Auf den letzten anderthalb Phragmokon-Windungen befinden sich bei Makro- und Mikrokonchen meistens 6, selten 7–8 Lateralknötchen und 11–16 ventrolaterale Knötchen. Auf den Innenwindungen sind 7–9 Lateralknötchen vorhanden. Bei Makro- und Mikrokonchen ist eine lang, über mindestens eine halbe Windung anhaltende Abschwächung der Lateralknöchten auf der Wohnkammer vorhanden. Sie beginnt bei den Neckarremser Mikrokonchen bei 3,8–4,2 cm Durchmesser, bei Makrokonchen später, bei 5,0–5,5 cm. Die Lateralknötchen sind ab der Wohnkammermitte adulter Exemplare völlig verschwunden. Außerdem werden die ventrolateralen Knoten auf der Alters-

wohnkammer immer kleiner, bis sie am Wohnkammerende ebenfalls verschwunden sind. Bei Skulpturensteinkernerhaltung sind auf der Wohnkammer und auf dem Phragmokon zusätzlich noch Sichelstreifen sichtbar. Sie haben am Wohnkammerbeginn adulter Exemplare einen schwachen Knick auf der Flankenmitte, der sich zum Wohnkammerende hin zu einer vorspringenden Spitze verstärkt.

Die Sutur ist subammonitisch bis ceratitisch. Die Sättel sind nur bei einem Teil der Exemplare aus Neckarrems vollständig, schwach bis kräftig gekerbt (URLICHS & MUNDLOS 1980, Abb. 4b–c, 1985, Abb. 6b–c). Bei den anderen ist nur auf den Sattelhälsen aufsteigende Kerbung vorhanden, und die Sättel sind glatt (URLICHS & MUNDLOS 1985, Abb. 6d–e). Somit kommen in Neckarrems in einer Schicht alle Übergänge von Exemplaren mit vollständig gekerbten und solche mit glatten Sätteln vor.

Adulte Exemplare aus dem gleichen stratigraphischen Niveau wie die aus Neckarrems, z. B. von anderen Fundpunkten aus Württemberg und Unterfranken, weisen die gleichen Messwerte auf. Dagegen ist der Phragmokon-Durchmesser der Mikrokonche aus Schöningen/Elm und aus der Göttinger Gegend mit 5,0–5,5 cm (Mittelwert = 5,2±0,2 cm) und der der Makrokonche mit 6,0–7,1 cm (Mittelwert = 6,3±0,4 cm) deutlich größer. Diese Zunahme wird als phylogenetische Größenzunahme innerhalb von *C. atavus* gedeutet. Damit müssen die Göttinger und Schöninger Exemplare aus stratigraphisch jüngeren Schichten als die Neckarremser stammen. Bei ihnen sind die Sättel im Gegensatz zu den stratigraphisch älteren stets glatt. Diese Lobenreduktion wird als eine spezielle Entwicklung im Germanischen Becken gedeutet (URLICHS & MUNDLOS 1985).

Beziehungen. – Alpine Verwandte siehe URLICHS & MUNDLOS (1980). Die von TATZREITER & BALINI (1993, Abb. 1–2) abgebildeten juvenilen Exemplare von *Schreyerites abichi* (MOJSISOVICS) zeigen sehr ähnliche Gehäuseform und Berippung wie vorliegende Art. Sie unterscheiden sich nach TATZREITER & BALINI (1993: 5) von *Ceratites atavus* jedoch durch die Umbilikalknoten und eine abweichende Ausbildung der Sutur. Bei Ersterem sind nur 5, bei Letzterem 6–7 Sättel ausgebildet. Somit kommt *Schreyerites abichi* als unmittelbarer Vorfahre von *C. atavus* kaum in Frage. Der von URLICHS & MUNDLOS (1980) zum Vergleich abgebildete adulte „*Paraceratites*“ *abichi* wurde von TATZREITER & BALINI (1993: 4, 9) einerseits als selbständiges Taxon, andererseits als fraglich zugehörig zu *S. abichi* aufgeführt. Bis auf dichtere Berippung und geringere Anzahl von Sätteln ist dieses Exemplar *C. atavus* sehr ähnlich. Da ihm die Umbilikalknoten fehlen, kommt es als Ahne in Betracht.

Der zusammen mit vorliegender Art vorkommende *C. flexuosus* unterscheidet sich durch weiteren Nabel, kräftig tricho- bis dichotome Gabelrippen auf den frühen Jugendwindungen, weiter auseinander stehende Rippen, etwas breiteren Querschnitt und flacher gewölbte Ventralseite. Weitere Verwandte aus dem Germanischen Muschelkalk, *Ceratites discus* RIEDEL und *C. sequens* RIEDEL, unterscheiden sich durch stärker aufgeblähte Flanken, flachere Ventralseite und schwächere Skulptur. *C. neolaevis* PENNDORF hat eine größere relative Nabelweite, stärker gewölbte Flanken und kräftiger gewölbte Ventralseite. *C. philippii* RIEDEL hat deutlich größere relative Nabelweite und stärkere Skulpturreduktion bereits ab einer Windung vor dem Adultstadium.

Vorkommen: Ober-Anisium, *atavus*-Zone von Nordbaden, Württemberg (bis nach Dornstetten/Kreis Freudenstadt im Süden: Trochitenbank 1 bis Basis Trochitenbank 5, Abb. 1), Unterfranken (Basis Zeller Tonsteinhorizont bis über die Terebrateldickbank = Tro-

chitenbank 5; Belegmaterial in Coll. SELL/Euerdorf) und in Thüringen (von der Trochitenbank 1 bis an die Basis der Trochitenbank 5, OCKERT & REIN 1999), außerdem aus Oberfranken, Nordhessen und Niedersachsen.

Ceratites flexuosus PHILIPPI, 1901

Taf. 11, Fig. 4–6, Abb. 10

v	*1901	*Ceratites flexuosus* E. PHIL. – PHILIPPI, S. 395–396, Taf. 34, Fig. 5 [m?], Taf. 35, Fig. 1[M], Fig. 2 [m?], Fig. 3–4 [juv.].
v	1901	*Ceratites* sp. – PHILIPPI, S. 398, Taf. 37, Fig. 3 [juv.].
	1916	*Ceratites primitivus* n. sp. – RIEDEL, S. 23–24, Taf. 2, Fig. 1–2 [juv.].
	1939	*Ceratites pinguis* nov. spec. – GEISLER, S. 237–238, Taf. 1, Fig. 1.
v	1955	*Ceratites luzifer* n. sp. – ROTHE, S. 275–276, Taf. 1, Fig. 1. – [Das Original wird jetzt in der Sammlung O. KLEINDIENST (Ochsenfurt) aufbewahrt].
v	1980	*Paraceratites (Progonoceratites) flexuosus flexuosus* (PHILIPPI). – URLICHS & MUNDLOS, S. 12–13, Taf. 2, Fig. 2 [juv.], Fig. 3 [M], Taf. 3, Fig. 1–4 [juv.], Abb. 3d, 5–6. – [Mit weiterer Synonymie].
v	1980	*Paraceratites (Progonoceratites) flexuosus bussei* n. nom. – URLICHS & MUNDLOS, S. 15–16, Taf. 3, Fig. 4 [M], Taf. 4, Fig. 1 [M], Abb. 3g, 4e, 5–6. – [Mit weiterer Synonymie].
v	1980	*Ceratites (Doloceratites) primitivus* (RIEDEL). – URLICHS & MUNDLOS, S. 12–13, Taf. 4, Fig. 2–3 [juv.], 4 [m], Abb. 3h–i, 4f, 5–6. – [Mit weiterer Synonymie].
v	1985	*Paraceratites (Progonoceratites) flexuosus flexuosus* (PHILIPPI). – URLICHS & MUNDLOS, Abb. 7a–d [juv.].
v	1985	*Ceratites (Doloceratites) primitivus* (RIEDEL). – URLICHS & MUNDLOS, Abb. 8a–b [juv.].
v	1985	*Paraceratites (Pr.) flexuosus flexuosus* (PHILIPPI). – BARTHOLOMÄ, Abb. 3 [juv.].
non	1988	*Paraceratites (Progonoceratites)* cf. *flexuosus* PHIL. – REIN, Abb. 1–2 [juv. = *C. atavus*]. – [1988c].
	1994	*Ceratites (P.) flexuosus* PHIL. – REIN, S. 87, Abb. 2 [juv.].
	2001	*Ceratites flexuosus*, (Typ „P"). – REIN, Abb. 1–2.
pars	2004	*C. flexuosus*, „P". – REIN, Abb. 19, non *C. flexuosus*, „E", Abb. 17–18, 20.

Lectotypus: Aus den Syntypen wählte SPATH (1934: 471) das Original zu PHILIPPI (1901, Taf. 35, Fig. 4 = Orig. BUCH 1849, Taf. 5, Fig.1–2) aus und bezeichnete es irrtümlich als Holotypus; Aufbewahrung früher MB. Es wird seit 1945 vermisst. Gipsabgüsse davon befinden sich in verschiedenen Sammlungen. Der Lectotypus ist ein juveniler Mikrokonch mit Skulpturreduktion ab der Wohnkammermitte und mit beginnender Alterslobendrängung aber ohne Nabelegression. Durch die Abbildung und Beschreibung bei PHILIPPI (1901) ist diese Art ausreichend charakterisiert. Deshalb erübrigt es sich, einen Neotypus aufzustellen. Das weitere von WENGER (1957: 73) als Lectotypus designierte Original zu PHILIPPI (1901, Taf. 34, Fig. 5) ist ungültig, da zuvor bereits ein Lectotypus ausgewählt war. Außerdem ist es als Lectotypus ungeeignet, da es sich um ein verdrücktes bruchstückhaft erhaltenes Exemplar mit von Sediment verdecktem Nabel handelt.

Locus typicus: Weimar/Thüringen.

Stratum typicum: Nach PHILIPPI (1901: 396) „unterster Teil der Nodosus-Schichten", wahrscheinlich *atavus*-Zone, aus der horizontiertes Material aus Niedersachsen, Nordhessen, Thüringen, Unter- und Oberfranken sowie aus Nordwürttemberg bekannt ist.

Allotypus: Das Original zu PHILIPPI (1901, Taf. 35, Fig. 1) wird zum Allotypus designiert (BGR X5946). Es handelt sich um einen Makrokonch, dessen Wohnkammer mit über einer halben Windung vollständig überliefert ist. Die beiden letzten Septen sind schwach gedrängt. Die Reduktion der Lateralknoten setzt am Wohnkammerbeginn und die der ventrolateralen Knoten ab der Wohnkammermitte ein. Der Knick der Sichelstreifen verstärkt sich von Wohnkammerbeginn bis zum Ende.

Locus typicus: Tiefe Kamp bei Salzgitter/Niedersachsen.

Stratum typicum: Nach PHILIPPI (1901: 396) „unterster Teil der Nodosus-Schichten" (= heute *atavus*-Zone).

Material (vermessen): 9 Makro- und 14 Mikrokonche sowie 68 juvenile Exemplare aus den Haßmersheimer Mergelschiefern 3 von Remseck-Neckarrems bei Stuttgart (SMNS 24506, 24529, 24553, 24569–24577, 24579–24585, 24587–24589, 24591–24592, 24596–24597, 24600–24604, 24607–24611, 24613, 24615–24620, 24623, 24631, 24639, 24649, 24660–24663, 24666–24667, 24671–24672, 24703–24704, 24706, 24708–24709, 24711, 24713, 24715–24719, 24721–24724, 24726–24730, 24735, 24737–24742, 24744; MHI 3 Exemplare ohne Nr.; 7 Exemplare aus Privatsammlung).
Maße: Siehe Tab. 3.

Beschreibung. – Siehe URLICHS & MUNDLOS (1980: 12–13) mit folgenden Ergänzungen: Ursprünglich wurden auch zahlreiche Exemplare aus Remseck-Neckarrems mit intermediärer Lobendrängung als adult angesehen. Dadurch wurden Adulte mit lang anhaltender Skulpturreduktion und Präadulte ohne dieses Merkmal zusammengefasst. Es weisen jedoch lediglich 26 Exemplare deutliche Alterslobendrängung sowie Skulpturreduktion und die übrigen nur zwei schwach gedrängte Septen auf. Die Alterslobendrängung tritt bei Makrokonchen aus Neckarrems (Taf. 11, Fig. 5) von 5,4–5,8 cm Phragmokon-Durchmesser (Mittelwert = 5,6±0,2 cm) und bei Mikrokonchen (Taf. 11, Fig. 6) bei 3,9–4,8 cm (Mittelwert = 4,4±0,2 cm) auf. Der Mittelwert des Phragmokon-Durchmessers der Mikrokonche ist um 22% kleiner als der der Makrokonche.

Die Nabelegression ist auf der Wohnkammermitte adulter Exemplare als Knick am Nabelrand zu erkennen. Sie lässt sich jedoch statistisch nicht nachweisen, da die minimalen Unterschiede zwischen der relativen Nabelweite auf der Wohnkammermitte (= NW1) und der am Phragmokon-Ende (= NW2) nicht signifikant sind. Die relative Nabelweite auf der adulten Wohnkammer ist vermutlich wegen des überhängenden Nabels die gleiche wie die am Phragmokon-Ende mit senkrechter Nabelwand. Die Jugendexemplare haben ebenfalls eine senkrechte Nabelwand und die gleiche relative Nabelweite wie die Adulten (Tab. 3). Die Ventralseite ist bei Juvenilen deutlich und auf der Wohnkammer Adulter flach gewölbt.

Die Scheibenzunahme ist bei Jugendexemplaren und Adulten im Gegensatz zu den übrigen Arten am Phragmokon-Ende stets kleiner als auf der Wohnkammermitte (Tab. 3), d. h. die Überlappung nimmt im Verlauf der Ontogenie allmählich zu. Der Querschnitt ist hochoval. Seine Messwerte schwanken wegen nicht abschätzbarer Kompaktion stark und sind deshalb als diagnostisches Merkmal unbrauchbar (vgl. Tab. 3). Die unverdrückten Exemplare mit den höchsten Werten entsprechen der ursprünglichen Form.

Die lang gezogenen Lateralknoten auf der Flankenmitte sind stumpf und stehen weit auseinander. Auf den letzten anderthalb Phragmokon-Windungen befinden sich bei Makro- und Mikrokonchen stets 5 Lateralknoten und 9–11 ventrolaterale Knötchen, die durch schwache Gabelrippen miteinander verbunden sind. Auf den Innenwindungen stehen die Knötchen etwas dichter. Ab etwa 1,5–2 cm Durchmesser sind die sichelförmigen Rippen deutlich trichotom und ab 3 cm dichotom (Taf. 11, Fig. 4). Am Wohnkammerbeginn adulter Exemplare gehen sie in ungegabelte Sichelrippen über.

Die Reduktion der Lateralknoten beginnt bei Mikrokonchen bei 4,5–5,0 cm Durchmesser, bei Makrokonchen später, bei 5,0–6,0 cm. Die Lateralknoten sind ab der Wohnkammermitte adulter Exemplare völlig verschwunden. Auch die ventrola-

teralen Knötchen auf der Alterswohnkammer werden immer kleiner, bis sie am Wohnkammerende ebenfalls völlig verschwunden sind.

Bei Skulpturs teinkernerhaltung sind auf der Wohnkammer und auf dem Phragmokon zusätzlich Sichelstreifen zu erkennen. Sie haben am Wohnkammerbeginn einen schwachen Knick auf der Flankenmitte, der sich zum Wohnkammerende hin zu einer vorspringenden Spitze verstärkt (PHILIPPI 1901, Taf. 34, Fig. 4–5, Taf. 35, Fig. 1, 3).

Die Sutur ist subammonitisch bis ceratitisch. Die Sättel sind nur bei einem Teil der Exemplare aus Neckarrems vollständig, schwach bis kräftig gekerbt (URLICHS & MUNDLOS 1980, Abb. 4d–e, 1985, Abb. 7a–b). Bei den übrigen ist nur auf den Sattelhälsen aufsteigende Kerbung vorhanden (URLICHS & MUNDLOS 1980, Abb. 4f, 1985, Abb. 7c–d). Somit kommen in Neckarrems alle Übergänge von Exemplaren mit vollständig gekerbten Sätteln bis zu solchen mit glatten Sätteln in einer Schicht vor.

Bemerkungen. – Bei dem Lectotypus zu *C. primitivus* (RIEDEL 1916, Taf. 2, Fig. 2) handelt es sich um ein juveniles Exemplar ohne Skulpturreduktion und ohne Nabelegression. Bei ihm sind die Rippen zwischen Lateral- und ventrolateralen Knoten kaum abgeschwächt. Diese Rippenform und diese Rippendichte entsprechen der Ausbildung auf den Innenwindungen von Makrokonchen bei *C. flexuosus*. Die Marginalkanten sind durch Anlösung bzw. Verdrückung entstanden und somit kein diagnostisches Merkmal. Die auf den Sattelhälsen aufsteigende Kerbung kommt bei Makro- und Mikrokonchen von *C. flexuosus* aus Neckarrems ebenfalls vor. Auch bei *C. flexuosus bussei* sind die Marginalkanten durch Anlösung bzw. Kompaktion entstanden. Da sie kein diagnostisches Merkmal sind, und da Exemplare mit ebenso breitem Querschnitt bei *C. flexuosus flexuosus* auftreten, handelt es sich um ein jüngeres Synonym. Bei *Ceratites luzifer* ROTHE aus dem Trochitenkalk von Klettbach bei Erfurt handelt es sich um ein Windungsbruchstück mit kräftigen, lang gezogenen Lateralknoten und deutlich sichelförmigen Gabelrippen. Derartige Berippung kommt auf Innenwindungen von *Ceratites flexuosus* vor und nicht, wie ROTHE (1955: 275) vermutete, bei *C. pulcher* RIEDEL und *C. robustus* RIEDEL.

Beziehungen. – Siehe *C. atavus*.

Vorkommen: Ober-Anisium, *atavus*-Zone von Nordbaden, Nordwürttemberg (bis nach Remseck-Neckarrems bei Stuttgart im Süden: Haßmersheimer Mergelschiefer 2 bis Basis Trochitenbank 5, Abb. 1), Unterfranken (oberer Teil des Zeller Tonsteinhorizonts bis über die Tererbrateldickbank = Trochitenbank 5; Belegmaterial in Coll. SELL/Euerdorf), Thüringen (von den Gelben Basisschichten (siehe PHILIPPI 1901, Taf. 37, Fig. 3) bis an die Basis der Trochitenbank 5 (OCKERT & REIN 1999)), Oberfranken, Nordhessen und Niedersachsen.

7. Ergebnisse

7.1. Adult-Merkmale

Makro- und Mikrokonche weisen folgende Adult-Merkmale auf: Alterslobendrängung bei unterschiedlichem Phragmokon-Durchmesser, Nabelegression, Skulpturreduktion am Wohnkammerende.

Die Alterslobendrängung ist bei Mikrokonchen besonders eng und häufig lang anhaltend. Sie umfasst zwei bis vier, selten bis elf Septen. Bei Makrokonchen stehen am Phragmokon-Ende meistens zwei bis drei, selten bis zu neun Septen dicht gedrängt (Tab. 3, Spalte Lo). Auf der letzten halben Phragmokon-Windung sind bei

adulten *Ceratites* aus dem unteren Teil des Oberen Muschelkalks 15–20 Septen und bei denen aus dem oberen Teil 16–25 Septen vorhanden (Tab. 3, Spalte G). Die Alterslobendrängung tritt bei Makro- und Mikrokonchen bei unterschiedlichen Durchmessern auf.

Die Nabelegression ist durch größere relative Nabelweite am Phragmokon-Ende (= NW2) bei Makro- und Mikrokonchen bei unterschiedlichen Durchmessern zu erkennen. Besonders deutlich ist sie z.B. bei einem *Ceratites enodis* ausgebildet (Taf. 4, Fig. 3). Bei diesem Exemplar ist die Sutur in Höhe des Phragmokon-Endes und der proximalen Hälfte der Wohnkammer bis zur Innenkante des Laterallobus nicht überdeckt. Auf den früheren Windungen ist die Sutur nur bis zur Außenkante des Auxiliarlobus U_2 sichtbar. Statistisch wurde die Nabelegression bei Makro- und Mikrokonchen durch deutlich größere Werte auf der Wohnkammer (= NW1) als bei Jugendexemplaren gleicher Größe nachgewiesen (Abb. 3–6, 8, Tab. 3). Die Nabelegression ist durch die Zunahme der relativen Nabelweite bei *Ceratites dorsoplanus*, *C. enodis*, *C. obesus*, *C. semipartitus* und *C. spinosus* statistisch belegt. Lediglich bei *Ceratites atavus* und *C. flexuosus* bleibt die relative Nabelweite bis zur Wohnkammermitte gleich. Der Knick am Nabelrand der Wohnkammer ist bei diesen beiden Arten aber vorhanden (z.B. Taf. 11, Fig. 1). Bei der Scheibenzunahme ist es umgekehrt wie bei der relativen Nabelweite: Die Mittelwerte auf der Wohnkammermitte (= S1) sind kleiner als am Phragmokon-Ende (= S2), weil das Verhältnis Windungshöhe/Durchmesser wegen der Nabelegression auf der Wohnkammermitte kleiner ist als am Phragmokon-Ende (Tab. 3). Jugendexemplare haben generell eine deutlich größere Scheibenzunahme und geringere relative Nabelweite (Tab. 3). Da dieser Trend bei den meisten untersuchten Arten vorhanden ist, wird damit ebenfalls die Nabelegression statistisch belegt. Lediglich bei *Ceratites atavus* und *C. flexuosus* ist die Scheibenzunahme bei juvenilen und adulten Exemplaren auf der Wohnkammer stets größer als am Phragmokon-Ende, d.h. die Überlappung nimmt im Verlauf der Ontogenie allmählich zu. Dadurch bleibt die relative Nabelweite konstant. Sie bleibt vermutlich auch wegen des auf der Wohnkammer adulter Exemplare zunehmend überhängenden Nabels gleich (S. 42, 46).

Die Skulpturreduktion auf der Wohnkammer adulter Exemplare ist als Reduktion der vorderen Wulstrippen bei *Ceratites dorsoplanus, C. evolutus* und *C. semipartitus* deutlich ausgeprägt. Auch bei adulten spinosen Ceratiten sind die Lateralrippen von der Wohnkammermitte bis zum Wohnkammerende hin immer schwächer und die vorderen ventrolateralen Dornen kleiner ausgebildet. Bei Adulten von *C. atavus* und *C. flexuosus* ist die Skulpturreduktion besonders deutlich, da die Lateralknoten ab dem Wohnkammerbeginn und die ventrolateralen Knoten ab der Wohnkammermitte kleiner werden und am Wohnkammerende völlig verschwunden sind. Die Wohnkammer ist jedoch nur bei wenigen Exemplaren vollständig erhalten, sodass die Skulpturreduktion nur selten vollständig zu erfassen ist.

Folgende bei jurassischen Ammoniten vorhandene Adult-Merkmale fehlen bei *Ceratites*, bzw. die Merkmale sind bei Makro- und Mikrokonchen gleich ausgebildet und somit kein Dimorphismus-Merkmal:

Mündungsapophysen, die neben einem Dimorphismus-Merkmal auch ein Adult-Merkmal sind, fehlen bei Ceratiten. Verschiedentlich wurden bei Skulpturensteinkernen parallel zum Mundrand verlaufende Anwachsstreifen gefunden. Sie sind aufgeprägt, da sie nur auf der Außenseite der Schale vorhanden sind, während die In-

nenseite glatt ist (S.35). Sie verlaufen von der Naht auf der Nabelwand schräg nach hinten und auf den Flanken schwach sichelförmig proklin, biegen am Ventralrand nach vorne um und bilden auf der Ventralseite ein schuhlöffelförmiges Rostrum (S.28). Bei adulten Exemplaren ändert sich auf der Wohnkammer die Krümmung des Sichelstreifens zu einem Knick, der somit ein – allerdings nur selten erhaltenes – Adultmerkmal darstellt. Der Knick ist z.B. bei *Ceratites atavus* und *C. flexuosus* deutlich ausgebildet. Da er jedoch bei Makro- und Mikrokonchen gleichermaßen vorhanden ist, handelt es sich um kein Dimorphismus-Merkmal.

Schalenverdickungen am Mundrand adulter Makro- und Mikrokonche könnten wie bei vielen anderen Ammonoideen als Adult-Merkmal angesehen werden. Sie wurden bei Makro- und Mikrokonchen von *Ceratites obesus* mit deutlicher Alterslobendrängung mehrmals gefunden (Taf.7, Fig.3–4). Die Wohnkammer ist bei diesen Exemplaren mit 130–160° jedoch besonders kurz. Bei einem *C. penndorfi* (SMNS 24440) ist eine zu den Anwachsstreifen parallele Einschnürung bereits bei 100° Wohnkammerlänge und eine weitere am erhaltenen Wohnkammerende bei 130° vorhanden. Bei einem *C. philippii* Riedel (GZG 338–49) ist eine Einschnürung sogar am Wohnkammerbeginn vorhanden. Da Einschnürungen bei *Ceratites* vor der Mündung adulter Exemplare auftreten können, sind sie kein Adultmerkmal. Bei den adulten Exemplaren mit kurzer Wohnkammer und Einschürungen am überlieferten Mundrand ist die Wohnkammer vermutlich unvollständig erhalten.

Die „Schwarze Schicht" („Black layer") wurde von Klug et al. (2004: 1418) bei Exemplaren gefunden, die mehr oder weniger adult sein sollen. Wie eine Überprüfung des Belegmaterials ergab, handelt es sich bei den meisten Exemplaren mit dieser Schicht um Makrokonche. Selten ist die schwarze Schicht aber auch bei Mikrokonchen und Jugendexemplaren erhalten. Damit ist die „Schwarze Schicht" kein Adultmerkmal.

Die Variation des Windungsquerschnitts ist wegen nicht genau kalkulierbarer Kompaktion bzw. Anlösung recht groß (Tab.3, Spalten Q1 und Q2). Damit ist der Querschnitt für eine statistische Auswertung unbrauchbar. Generell nimmt die Breite im Verlauf der Ontogenie bei allen untersuchten Arten etwas zu (Tab.3). Bei Mikrokonchen entspricht der Querschnitt dem von Makrokonch-Innenwindungen vergleichbarer Größe.

7.2. Dimorphismus-Merkmale

Die Dimorphismus-Merkmale und damit die Geschlechtsmerkmale bilden sich erst mit der Reife des Individuums aus (Callomon 1963: 25). Mit Hilfe von Unterschieden der charakteristischen, oben aufgeführten Adultmerkmale können, wie bei vielen jurassischen Ammoniten, auch bei *Ceratites* Dimorphe erkannt werden. Folgende Dimorphismus-Merkmale sind ausgeprägt:

Die bimodale Größenverteilung von Makro- und Mikrokonchen ist das wichtigste Dimorphismus-Merkmal. Sie wurde bei allen untersuchten Arten nachgewiesen, da jeweils zwei Größenmaxima adulter Exemplare vorhanden sind, die durch eine Lücke voneinander getrennt sind (Abb.3–10, Tab.3). Noch deutlicher sind die Unterschiede zwischen den Mittelwerten der Phragmokon-Durchmesser. Danach beträgt bei den einzelnen Arten der Mittelwert der Mikrokonche folgende Prozentwerte der Makrokonche: *Ceratites atavus*: 85%, *C. dorsoplanus*: 72%, *C. enodis*: 80%, *C. evolutus*: 78 bzw. 82%, *C. flexuosus*: 78%, *C. obesus*: 75%, *C. penn-*

dorfi: 80%, *C. postspinosus*: 75%, *C. praecursor*: 81 bzw. 84%, *C. semipartitus*: 72%, *C. spinosus*: 74 bzw. 80%. Der Größenunterschied zwischen Makro- und Mikrokonchen ist somit bei allen untersuchten Arten aus dem Oberen Muschelkalk in der Dimension etwa gleich.

Die variocostate Skulptur am Phragmokon-Ende makrokoncher Exemplare ist bei *Ceratites dorsoplanus* und *C. semipartitus,* teilweise auch bei *C. enodis,* deutlich ausgebildet. Dies ist schon seit langem bekannt (S. 3). Bei diesen Arten treten ab dem Phragmokon-Ende Wulstrippen auf, während die Mikrokonche die glatten Flanken des Phragmokons auf der Wohnkammer beibehalten (= äquicostat). Auch bei makrokonchen *Ceratites evolutus, C. obesus, C. penndorfi* und *C. spinosus* ist am Beginn der Wohnkammer ein Skulpturwechsel als Verstärkung der ventrolateralen Dornen und der Lateralrippen vorhanden.

In einem Fall, bei *C. dorsoplanus*, sind die morphologischen Unterschiede zwischen Makro- und Mikrokonchen bereits etwa eine Windung vor dem Phragmokon-Ende adulter Exemplare zum Teil vorhanden. So sind bei juvenilen Mikrokonchen 18–20 ventrolaterale Knötchen pro halbe Phragmokon-Windung und bei juvenilen Makrokonchen 11–15 Knoten vorhanden (S. 18). Zusätzlich sind die Septen bei Ersteren wesentlich dichter gedrängt als bei Letzteren (Tab. 3, Taf. 2, Fig. 2, Taf. 3, Fig. 2). Das bedeutet, dass die Mikrokonche von *Ceratites dorsoplanus* bei vermutlich gleicher Zahl an Septen und Marginalknoten eine geringere Windungszahl als die Makrokonche haben müssen. Schon nahezu adulte Exemplare zeigen also Dimorphismus-Merkmale.

Bei vorliegender Untersuchung wurde bestätigt, dass Makrokonche von *Ceratites spinosus* und *C. obesus* (= *Ceratites spinosus* Morphe E bzw. P bei Rein 2003, 2004, 2005) aus einem Horizont etwa die gleiche Endgröße erreichen (Abb. 6–8, Tab. 3). Beide Arten unterscheiden sich vor allem in der relativen Nabelweite, wobei eine deutliche Trennung der Variationsbreiten ohne Überlappung vorhanden ist (Tab. 3). Sie unterscheiden sich außerdem in der Skulptur sowie im Gehäusebau der Innenwindungen sehr deutlich (S. 31 und Rein 2003, Abb. 9–11). Frühe Jugendwindungen von dimorphen Paaren sind jedoch stets gleich ausgebildet. Da sich die Dimorphismus-Merkmale und damit die Geschlechtsmerkmale erst mit der Reife ausbilden, sind unterschiedliche Jugendwindungen und spätere Angleichung der Alterswindungen bei dimorphen Paaren grundsätzlich unmöglich. Folglich handelt es sich bei dem von Rein (2003, 2004, 2005) unter *Ceratites spinosus* Morphe E und P beschriebenen dimorphen Paar um die zwei in der *spinosus*-Zone zusammen vorkommenden Arten *Ceratites spinosus* und *C. obesus* (S. 26, 31). Auch bei den von Rein (1999, 2003) aus der *atavus*-Zone beschriebenen Dimorphen handelt es sich um die zwei Arten *Ceratites atavus* und *C. flexuosus.* Sie unterscheiden sich ebenfalls in Nabelweite, Querschnitt und vor allem in der Skulptur der Innenwindungen. Damit ist der von Rein (2003) beschriebene Geschlechtsdimorphismus in diesen beiden Fällen widerlegt.

Auch in den anderen Zonen kommen je zwei Arten vor, die man entsprechend dem Vorgehen von Rein (2003, 2004, 2005) als Dimorphe deuten könnte. So tritt *Ceratites evolutus* und *C. praecursor* in der *evolutus*-Zone, *C. postspinosus* und *C. penndorfi* in der *postspinosus*-Zone, *C. enodis* und *C. riedeli* in der *enodis*-Zone, *C. dorsoplanus* und *C. levalloisi* in der *dorsoplanus*-Zone sowie *C. semipartitus* und *C. meissnerianus* in der *semipartitus*-Zone auf (Abb. 1 und Urlichs 1993, Abb. 1). Diese Arten lassen sich jedoch morphlogisch gut trennen. Somit kommen im gesamten

Oberen Muschelkalk stets *Ceratites*-Arten zusammen vor, die einerseits deutlich dichotom berippte, andererseits glatte bis schwach berippte Innenwindungen aufweisen. Daraus geht hervor, dass bei *Ceratites* im Germanischen Oberen Muschelkalk zwei Entwicklungslinien nebeneinander existiert haben müssen.

Nachdem Dimorphismus nun bei etlichen *Ceratites*-Arten aus dem gesamten Germanischen Oberen Muschelkalk nachgewiesen ist, muss er auch bei allen übrigen Arten vorhanden sein. Die meisten, jetzt beschriebenen dimorphen Paare (in Tabelle 1 fett markiert) waren bisher unter einer Art bekannt, nur eine unter verschiedenen Namen. Entsprechend den IRZN werden die zu verschiedenen Arten gezählten Dimorphen zu einer Art vereinigt. Von weiteren *Ceratites*-Arten wurden anhand horizontierter Einzelexemplare ebenfalls dimorphe Paare erkannt. So wurden Makro- und Mikrokonche bei *Ceratites hercynus* Riedel, *C. laevigatus* Philippi, *C. laevis* Philippi, *C. meissnerianus* Penndorf, *C. nodosus* (Schlotheim), *C. sublaevigatus* Wenger und *C. weyeri* Urlichs & Mundlos gefunden (siehe Tab. 1). Bei ihnen konnte der Dimorphismus jedoch wegen zu wenig horizontierten Materials statistisch nicht belegt werden. Weitere Makro- und Mikrokonche einer Art sind unter verschiedenen Namen bekannt (siehe Tab. 1). Auch bei ihnen konnte der Dimorphismus mangels Materials nicht nachgewiesen werden. Unsichere dimorphe Paare oder unsichere Zuordnung zu Makro- bzw. Mikrokonchen sind in der Tabelle 1 mit Fragezeichen gekennzeichnet. Schließlich konnten Makro- bzw. Mikrokonche bei einigen Arten mangels horizontierten Materials nicht gefunden werden (siehe Tab. 1). Deshalb sind noch weitere Untersuchungen erforderlich, um die vermutlichen dimorphen Paare statistisch abzusichern und um die fehlenden Dimorphen zu erkennen.

7.3. Faunenzusammensetzung

Die Faunen aus der Kalkstein/Mergel-Wechselfolgen (= sogenannte Tonplattenfazies) bzw. aus den Tonhorizonten sind als parautochthon anzusehen, da dort des Öfteren Exemplare mit Kiefern in der Wohnkammer gefunden wurden. Da bei der Ablagerung der Gehäuse mit Kiefern in situ noch Weichteilreste in der Wohnkammer vorhanden waren, ist Rolltransport und Zusammenschwemmung recht unwahrscheinlich. Sonst wären nämlich die Kiefer aus der Wohnkammer gefallen. Die relative Häufigkeit von adulten Exemplaren und der prozentuale Anteil von Makro- und Mikrokonchen sind von Fundpunkt zu Fundpunkt verschieden. Stets sind jedoch mehr Jugendexemplare als Adulte gefunden worden (56 bis 78% der Individuen, Tab. 2). Wie in rezenten Biozönosen überwiegen in den *Ceratites*-Thanatozönosen aus dem Oberen Muschelkalk also die Jugendexemplare. Allerdings fehlen meistens Jugendexemplare bis zu 4 cm Phragmokon-Durchmesser. Bei Steinkernerhaltung sind sie nicht überliefert, wie bereits Seilacher (1971) feststellte. Besonders kleine juvenile Exemplare ab 0,5 cm Durchmesser bis zu Adulten normaler Größe sind nur in Faunen mit dolomitischen Ersatzschalen (z. B. in der *robustus*-Zone von Wiesloch/Nordbaden oder in der *dorsoplanus*-Zone von Schwieberdingen/Nordwürttemberg) vorhanden. Der prozentuale Anteil von Makrokonchen schwankt zwischen 7–25%, der von Mikrokonchen zwischen 6–33% (Tab. 2). Das zahlenmäßige Verhältnis von Makro- und Mikrokonchen variiert ebenfalls stark. Bei *Ceratites atavus*, *C. flexuosus*, *C. obesus*, *C. penndorfi*, *C. praecursor* und *C. spinosus* überwiegen die Mikrokonche. Dagegen sind die Mikrokonche bei *Ceratites dorso-*

planus, C. enodis, C. evolutus, C. postspinosus und *C. semipartitus* wesentlich seltener als die Makrokonche (Tab. 2–3).

Die Ursache für die unterschiedliche Häufigkeit von Makro- und Mikrokonchen bei *Ceratites* bleibt unbekannt. Ähnlich heterogen ist die Verteilung von Makro- und Mikrokonchen bei jurassischen Ammoniten, die in sehr unterschiedlichem Zahlenverhältnis auftreten können (Callomon 1963; Davis et al. 1996: 477).

Auf den Ceratitenpflastern von Bruchsal, Heckfeld und Sindelfingen-Darmsheim ist teils eine andere prozentuale Verteilung von Makro- und Mikrokonchen, teils eine abweichende Größenverteilung vorhanden. Hierbei handelt es sich um Zusammenschwemmungen von leeren Ceratitengehäusen (Urlichs & Mundlos 1987). Die ursprünglich aragonitische Schale von *Ceratites* wurde, wie bei anderen Organismen mit aragonitischer Schale (z.B. bei dem Nautiliden *Germanonautilus* oder der Schnecke *Loxonema*), frühdiagenetisch weggelöst (Seilacher 1971: 16–17; Zeeh & Hagdorn 2002), während bei den mit ihnen auf derselben Schichtfläche zusammen geschwemmten Muscheln *Entolium, Plagiostoma* und *Hoernesia* die ursprünglich kalzitische Schale überliefert ist. Das gleichzeitige Auftreten von kleinen Muscheln, z.T. deren Grus, auf einer Schichtfläche zusammen mit den *Ceratites*-Steinkernen spricht für Zusammenschwemmung von leeren Gehäusen und nicht von mit Sediment gefüllten Exemplaren, wie es Seilacher (1963, 1966, 1971) annahm.

Auf dem Ceratitenpflaster aus der *evolutus*-Zone von Bruchsal dominieren Mikrokonche und kleine Jugendexemplare. Bei den Makrokonchen sind die kleineren Exemplare mit wenigen gedrängten Septen häufig, weshalb der Mittelwert etwas geringer ist als bei den beiden anderen untersuchten Faunen aus der *evolutus*-Zone (Tab. 3). Diese Größenverteilung ist ein Hinweis, dass kleinere Gehäuse bevorzugt zusammengeschwemmt worden sind. Im Ceratitenpflaster an der Basis des Tonhorizonts β1 von Heckfeld dominieren bei *C. obesus* die Mikrokonche, während bei *C. spinosus* die Dimorphen etwa gleich häufig vertreten sind. Auf diesem Pflaster befinden sich zahlreiche juvenile Exemplare unter 8 cm Phragmokon-Durchmesser und viele Mikrokonche, dagegen nur wenige Juvenile über 8 cm und große Makrokonche über 8 cm (Abb. 7). Auch kleine Jugendexemplare unter 5 cm Phragmokon-Durchmesser fehlen dort. In den Mergeln unmittelbar über dem Ceratitenpflaster sind beide, die unter 5 cm kleinen Juvenilen und die großen Makrokonche, vorhanden. Diese Beobachtung spricht für Frachtsonderung im Ceratitenpflaster, d.h. es handelt sich um eine Zusammenschwemmung leerer, relativ kleiner Gehäuse.

Bei dem Vorkommen von Sindelfingen-Darmsheim ist die Interpretation eindeutiger. Da dort hauptsächlich Makrokonche und nur wenige Juvenile sowie kaum Mikrokonche gefunden wurden, scheint die Zusammenschwemmung bestimmter Größenklassen zu dem Ceratitenpflaster sehr wahrscheinlich (Tab. 2).

8. Eierbeutel bei *Ceratites*

Ob die Makrokonche oder die Mikrokonche bei *Ceratites* die Weibchen waren, war bis jetzt unbekannt. So war unklar, ob es sich bei dem von Müller (1969) abgebildeten und beschriebenen, weiblichen *Ceratites evolutus* mit dem „Eierbeutel" in der Wohnkammerfüllung um einen Makro- oder Mikrokonch handelt. In dem flaschenartigen „Eierbeutel" befinden sich runde, etwa 0,5 mm große

Körner, die als Reste von Eihüllen interpretiert wurden. Der *Ceratites*-Protokonch hat nach REIN (2001: 103) ebenfalls 0,5 mm Durchmesser und ist somit gleich groß wie die mutmaßlichen Eihüllen. Dadurch erscheint die Deutung der runden Körner als Eihüllen und damit auch die Interpretation des flaschenartigen Gebildes in der Wohnkammer als Eierbeutel plausibel. Dieser *Ceratites evolutus* besitzt 15 Septen auf der letzten halben Phragmokon-Windung und Alterslobendrängung, wobei die letzten 2 Septen deutlich gedrängt sind (MÜLLER 1969, Abb. 1). Vergleichsexemplare mit Alterslobendrängung haben meistens auch nur 15 Septen auf der letzten halben Windung und 2–3 dicht gedrängte Septen am Phragmokon-Ende (Tab. 3, Spalte Lo). Der *Ceratites evolutus* mit dem Eierbeutel liegt mit 7,8 cm Phragmokon-Durchmesser nahe den Mittelwerten der Makrokonche vorliegender Art, die bei dem Material aus Bruchsal 7,7 cm, aus Neudenau 8,0 cm und aus Sindelfingen-Darmsheim 8,1 cm betragen. Der Phragmokon-Durchmesser der Makrokonche variiert von 7,0–9,6 cm, derjenige der Mikrokonche ist mit 5,4–6,6 cm deutlich kleiner. Damit handelt es sich bei dem *Ceratites evolutus* mit Eierbeutel um einen Makrokonch. Die Mikrokonche müssen folglich die Männchen sein.

9. Literatur

AIGNER, T. (1985): Storm depositional systems. Dynamic stratigraphy in modern and ancient shallow marine sequences. – Lecture Notes in Earth Sciences, **3**: 1–174; Berlin-Amsterdam (Springer).

BACHMANN, G. H. (1979): Bioherme der Muschel *Placunopsis ostracina* v. SCHLOTHEIM und ihre Diagenese. – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, **158**: 381–407.

BARTHOLOMÄ, A. (1985): Ceratiten der *atavus*-Zone des Oberen Muschelkalks (Mittl. Trias) vom Kocher/Jagstgebiet. – Jahreshefte der Gesellschaft für Naturkunde in Württemberg, **140**: 58–63.

BEAUMONT, E. DE (1828): Obeservations géologiques sur les différentes formations qui, dans le système des Vosges, séparent la formation houillière de celle du lias. II. Formations du Grès Bigarré, du Muschelkalk et des Marnes irisées. – Annales des Mines, 2. série, **4**: 3–82.

BENECKE, E. W. (1911): Über das Auftreten der Ceratiten im elsass-lothringischen oberen Muschelkalk. – Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, **1911**: 593–603.

BENECKE, E. W. (1914): Über die „Dolomitische Region" in Elsaß-Lothringen und die Grenze von Muschelkalk und Lettenkohle. – Mitteilungen der Geologischen Landesanstalt Elsaß-Lothringen, **9**: 1–134.

BEYRICH, E. (1858): Über einige Cephalopoden aus dem unteren Muschelkalk. – Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft, **10**: 208–214.

BRACK, P., RIEBER, H. & URLICHS, M. (1999): Pelagic successions in the Southern Alps and their correlation with the Germanic Middle Triassic. – Zentralblatt für Geologie und Paläontologie, Teil I, **1998**/7–8: 853–876.

BRACK, P., RIEBER, H., NICORA, A. & MUNDIL, R. (2005): The Global boundary Stratotype Section and Point (GSSP) of the Ladinian Stage (Middle Triassic) at Bagolino (Southern Alps, Northern Italy) and its implications for the Triassic time scale. – Episodes, **28**: 233–244.

BRONGNIART A. T. (1829): Tableau des terrains qui composent l'écorce du globe, ou, essai sur la structure de la partie connue de la terre; Paris (Levrault).

BRONN, H. G. (1837): Lethaea geognostica. 2. Aufl., Band 1: 1–544, 47 Taf.; Stuttgart (Schweizerbart).

BUCH, L. VON (1849): Über Ceratiten. – Abhandlungen der königlichen Akademie der Wis-

senschaften zu Berlin, **1848**: 1–33. – [Mit dem Erscheinungsjahr 1849 referiert in: Neues Jahrbuch für Geologie, Geognosie und Petrefaktenkunde, **1849**: 360].

Busse, E. (1962): *Ceratites armatus* Philippi im Oberen Muschelkalk des Meißners (Niederhessen). – Notizblatt des Hessischen Landesamtes für Bodenforschung zu Wiesbaden, **90**: 87–92.

Busse, E. (1970): Ceratiten und Ceratiten-Stratigraphie. – Notizblatt des Hessischen Landesamtes für Bodenforschung zu Wiesbaden, **98**: 112–145.

Callomon, J. H. (1963): Sexual dimorphism in Jurassic ammonites. – Transactions of the Leicester Literary and Philosophical Society, **57**: 21–56.

Callomon, J. H. (1981): Dimorphism in ammonoids. – In: House, M. R. & Senior, J. R. (Hrsg.): The Ammonoidea. – Systematic Association, special volume, **18**: 257–273.

Callomon, J. H. (1985): The evolution of the Jurassic ammonite family Cardioceratidae. – Special papers in palaeontology, **33**: 49–90.

Callomon, J. H. (1995): Time from fossils: S. S. Buckman and Jurassic high-resolution geochronology. – In: Le Bas, M. J. (Hrsg.): Milestones in Geology. – Geological Society London, Memoir, **16**: 127–150.

Callomon, J. H., Dietl, G. & Niederhöfer, H.-J. (1992): On the true stratigraphic position of *Macrocephalites macrocephalus* (Schlotheim, 1813) and the nomenclature of the standard Middle Jurassic „Macrocephalus Zone". – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B, **185**: 65 S.

Dachroth, W. (1973): Zur Variation des *Ceratites meissnerianus*. – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte, **1973**: 389–393.

Davis, R. A., Landman, N. H., Dommergues, J.-L., Marchand, D. & Bucher, H. (1996): Mature modifications and dimorphism in ammonoid cephalopods. – In: Landman, N. H., Tanabe, K. & Davis, R. A. (Hrsg.): Ammonoid Paleobiology. – Topics in Geobiology, **13**: 463–537; New York, London (Plenum).

Deutsche Stratigraphische Kommission (Hrsg.) (2002): Stratigraphische Tabelle von Deutschland 2002.

Dietze, V., Callomon, J. H., Schweigert, G. & Chandler, R. (2005): The ammonite fauna and biostratigraphy of the Lower Bajocian (Ovale and Laeviuscula zones) of E Swabia (S Germany). – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B, **353**: 82 S.

Dobler, P. (1927): Ein aufsehenerregender Ammonitenfund. – Die Umschau, **31**: 1057–1059. – [Auch im Selbstverlag im gleichen Wortlaut unter: „*Ceratites dorsoplanus* mit erhaltenen Weichteilen" erschienen. Besprechung durch T. Edinger in Naturwissenschaften, **16**: 244; 1928].

Duringer, P. (1982): Le remplissages sédimentaires des coquilles de céphalopodes Triasiques, mécanismes et intérêt paléoécologique. – Géobios, **15**: 125–145.

Dzik, J. (1990): The ammonite *Acrochordiceras* in the Triassic of Silesia. – Acta Palaeontologica Polonica, **35**: 49–65.

Eck, H. (1879): Über einige Triasversteinerungen (Korallen, Encrinen, Asterien, Ammoniten, „Stylorhynchus"). – Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft, **31**: 254–281.

Fahlbusch, V. (1989): Evolutionary lineages in mammals. – Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg, Neue Folge, **28**: 213–224.

Gaillardot, M. (1824): Sur des becs de Sèche fossiles. Extrait d'une lettre de M. Gaillardot à M. Alexandre Brongniart. – Annales des Sciences Naturelles, **2**: 485–489.

Geisler, R. (1939): Zur Stratigraphie des Hauptmuschelkalks in der Umgebung von Würzburg mit besonderer Berücksichtigung der Ceratiten. – Jahrbuch der Preußischen Geologischen Landesanstalt, **59** (1938): 197–248.

GLA (1995): Symbolschlüssel Geologie (Teil 1). Bearbeiter: Villinger, E. unter Mitarbeit von Bock, H. et al. – Geologisches Landesamt Baden-Württemberg. Informationen, **5**: 5–36. – [Aktuelle Ausgabe = Internet-Publ.: http://www.lgrb.rpf.bwl.de (= Landesamt für Geologie, Rohstoffe und Bergbau Baden-Württemberg, Freiburg).

Haarmann, E. (1910): Über die doppelte Lobenlinie bei Ceratiten. – Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft, Monatsberichte, **62**: 97–100.

Hagdorn, H. & Mundlos, R. (1983): Aspekte der Taphonomie von Muschelkalk-Cephalopoden. Teil 1: Siphozerfall und Füllmechanismus. – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, **166**: 369–403.

Henz, M., Mahler, H., Neubig, B. & Sell, J. (1986): *Ceratites (Discoceratites) meissneria-*

nus PENNDORF aus dem mainfränkischen Oberen Muschelkalk. – Geologische Blätter für Nordost-Bayern, **36**: 149–156.

KEUPP, H. (2000): Ammoniten. Paläobiologische Erfolgsspiralen. 156 S.; Stuttgart (Thorbecke).

KLUG, C. (2004): Mature modifications, the black band, the black aperture, the black stripe, and the periostracum in cephalopods from the Upper Muschelkalk (Middle Triassic, Germany). – Mitteilungen des Geologisch-Paläontologischen Instituts der Universität Hamburg, **88**: 63–78.

KLUG, C., KORN, D., RICHTER, U. & URLICHS, M. (2004): The black layer in cephalopods from the German Muschelkalk (Triassic). – Palaeontology, **47**: 1407–1425.

KLUG, C., SCHATZ, W., KORN, D. & REISDORF, G. (2005): Morphological fluctuations of ammonoid assemblages from the Muschelkalk (Middle Triassic) of the Germanic Basin – indicators of their ecology, extinctions, and migrations. – Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **221**: 7–34.

KOZUR, H. (1974): Biostratigraphie der germanischen Mitteltrias. – Freiberger Forschungshefte, Serie C, **280**, Teil I: 1–56, Teil II: 1–70, 12 Tabellen als Anlage.

LEHMANN, U. (1966): Dimorphismus bei Ammoniten der Ahrensburger Lias-Geschiebe. – Paläontologische Zeitschrift, **40**: 26–55.

LEHMANN, U. (1976): Ammoniten. Ihr Leben und ihre Umwelt. 171 S.; Stuttgart (Enke).

LEHMANN, U. (1990): Ammonoideen. Leben zwischen Skylla und Charybdis. – Haeckel-Bücherei, **2**: 257 S.; Stuttgart (Enke).

MAKOWSKI, H. (1962): Recherches sur le dimorphisme sexuel chez les Ammonoidés. – Ksiega Pamatkowa ku czci Professora Jana Samsonowicza. S. 31–55; Warszawa.

MAKOWSKI, H. (1963): Problem of the sexual dimorphism in ammonites. – Palaeontologia Polonica, **12**: 1–92.

MAUBEUGE, P. (1973): A propos de deux *Ceratites* du Calcaire Coquillier du Trias de Luxembourg. – In: Histoire naturelle du Pays de Luxembourg. Géologie. Publication du Musée d'Histoire naturelle Luxembourg. 3 S.; Luxembourg (Grand-Duché de Luxembourg).

MAYER, G. (1961): Weitere Grabungsbeobachtungen im mittleren Hauptmuschelkalk von Bruchsal. – Der Aufschluß, **29**: 449–452.

MAYER, G. (1974): Ein anomaler *Ceratites* (*Acanthoceratites*) *spinosus spinosus* PHILIPPI aus dem mittleren Hauptmuschelkalk von Zuzenhausen (Kraichgau). – Der Aufschluß, **25**: 191–192.

MAYER, G. (1978): Ceratiten mit Skulpturanomalien aus dem süddeutschen und französischen Muschelkalk. – Der Aufschluß, **29**: 71–75.

MENNING, M., GAST, R., HAGDORN, H., KÄDING, K.-C., SIMON, T., SZURLIES, M. & NITSCH, E. (2005): Zeitskala für Perm und Trias in der Stratigraphischen Tabelle von Deutschland 2002, zyklostratigraphische Kalibrierung der höheren Dyas und Germanischen Trias und das Alter der Stufen Roadium bis Rhaetium 2005. – Newsletter on Stratigraphy, **41**: 171–210.

MEISCHNER, D. (1968): Perniciöse Epökie von *Placunopsis* auf *Ceratites*. – Lethaia, **1**: 156–174.

MONTFORT, P. D. DE (1802): Histoire naturelle, générale et particulière des mollusques. **4**: 1–372. – In: Ouvrage faisant suite a l'histoire naturelle générale et particulière, composé par Leclerc BUFFON et redigé par C. S. SONNINI, **90**; Paris (Dufart).

MÜLLER, A. H. (1969): Ammoniten mit „Eierbeutel" und die Frage nach dem Sexualdimorphismus der Ceratiten (Cephalopoda). – Monatsberichte der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin, mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse, **11/5–6**: 411–420.

MÜLLER, A. H. (1970a): Weitere Aberrationen bei Ceratiten (Ammonoidea, Cephalopoda) aus dem germanischen Oberen Muschelkalk und Bemerkungen zur Originalschale der Ceratiten. – Monatsberichte der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin, mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse, **12/2–3**: 219–231.

MÜLLER, A. H. (1970b): Über die Fastigatus-Anomalie der Ceratiten (Ammonoidea, Cephalopoda) des germanischen Oberen Muschelkalks. – Monatsberichte der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin, mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse, **12/4**: 303–321.

MÜLLER, A. H. (1970c): Über Lobendrängung und Ähnliches bei Ammoniten (Cephalopoda), insbesondere Ceratiten. – Monatsberichte der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin, mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse, **12**/5: 374–390.

MÜLLER, A. H. (1970d): Neue Funde seltener Ceratiten aus dem germanischen Muschelkalk und Keuper. – Monatsberichte der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin, mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse, **12**/8: 632–642.

MÜLLER, A. H. (1975): Über die normale und aberrante Lobenlinie der Ceratiten (Ammonoidea, Cephalopoda) des germanischen Oberen Muschelkalkes (Mitteltrias). – Freiberger Forschungshefte, Serie C, **309**: 71–94.

MÜLLER, A. H. (1978): Über Ceratiten mit fehlenden oder unvollständigen Kammerscheidewänden (Septen) und die Frage nach der Lebensweise der Ammonoidea (Cephalopoda). – Freiberger Forschungshefte, Serie C, **334**: 69–83.

MÜLLER, A. H. (1980): Weitere Aberrationen bei *Ceratites* (Ammonoidea, Cephalopoda) aus dem germanischen Oberen Muschelkalk (Mitteltrias). – Freiberger Forschungshefte, Serie C, **348**: 21–30.

MÜNSTER, G. Graf zu (1831): Über das geognostische Vorkommen der Ammoneen in Deutschland. – Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefaktenkunde, **1831**: 367–375.

MUNDLOS, R. (1969): Medianrinne auf Ceratiten-Steinkernen. – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, **132**: 309–316.

MUNDLOS, R. (1970): Wohnkammerfüllung bei Ceratitengehäusen. – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte, **1970**: 18–27.

MUNDLOS, R. † & URLICHS, M. (1990): Zur Wohnkammerverfüllung bei Ceratiten aus dem germanischen Oberen Muschelkalk (Mitteltrias). – Carolinea, **48**: 1–12.

NIEDŹWIEDZKI, R., SALAMON, M. & BOCZAROWSKI, A. (2001): New data on the ceratites from the Upper Muschelkalk in the Holy Cross Mountains (SE Poland). – Freiberger Forschungshefte, Serie C, **492**: 85–98.

NIEMEYER, J. (2003): Invertebraten und Vertebraten aus dem Muschelkalk von Silles (Jaén), Spanien. – Münstersche Forschungen zur Geologie und Paläontologie, **94**: 1–99.

OCKERT, W. & REIN, S. (1999): Stratigraphy of the Upper Muschelkalk and fossil content of the *atavus*- and *pulcher*-zone (Upper Anisian) near Troistedt (Thuringia). – Zentralblatt für Geologie und Paläontologie, Teil I, **1999**/9–10: 953–961.

PENNDORF, H. (1951): Die Ceratiten-Schichten am Meißner in Niederhessen. – Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft, **484**: 1–24.

PHILIPPI, E. (1898): Die Fauna des unteren Trigonodus-Dolomits vom Hühnerfeld bei Schwieberdingen und des sogenannten „Cannstatter Kreidemergels". – Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde Württemberg, **54**: 146–227.

PHILIPPI, E. (1899): Über ein interessantes Vorkommen von *Placunopsis ostracina* v. SCHLOTH. sp. – Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft, Verhandlungen, **51**: 67–69.

PHILIPPI, E. (1901): Die Ceratiten des oberen deutschen Muschelkalkes. – Palaeontologische Abhandlungen, (**8**), Neue Folge, **4**: 347–457.

PICTET, F. J. (1853–1857): Traité de paléontologie ou histoire naturelle des animaux fossiles considerés dans leurs rapports zoologiques et géologiques. 2. Aufl., **1** (1853): 584 S., **2** (1854): 727 S., **3** (1855): 654 S., **4** (1857): 768 S.; Paris (Baillière).

QUENSTEDT, F. A. (1845–1849): Cephalopoden. Petrefactenkunde Deutschlands, 1. Abt. 1845: 1–104, Taf. 1–6; 1846: 105–184, Taf. 7–12; 1847: 185–264, Taf. 13–18; 1848: 265–472, Taf. 19–30; 1849: 473–580, Taf. 31–36; Tübingen (Fues). – [Erscheinungsjahre siehe: QUENSTEDT, W. † (1963): Clavis bibliographicus. – Fossilium Catalogus. I. Animalia, pars **102**: 117 S.]

QUENSTEDT, F. A. (1852; 1865–1866; 1882–1885): Handbuch der Petrefactenkunde. 1. Aufl. 792 S., 62 Taf.; 2. Aufl. 982 S., 86 Taf.; 3. Aufl. 1239 S., 100 Taf.; Tübingen (Laupp). – [Erscheinungsjahre siehe: QUENSTEDT, W. † (1963): Clavis bibliographicus. – Fossilium Catalogus. I. Animalia, pars **102**: 117 S.]

REIN, S. (1986): Ceratiten aus der *spinosus*-Zone (Hauptmuschelkalk, Unterladin) der Umgebung Erfurts. – Veröffentlichungen des Naturkundemuseums Erfurt, **5**: 25–33.

REIN, S. (1987): Der mediane Fadenkiel der Ceratiten. – Veröffentlichungen des Naturkundemuseums Erfurt, **6**: 71–74.

REIN, S. (1988a): Über die Stellung der Ceratiten (Ammonoidea, Cephalopoda) der *enodis*/

laevigatus-Zone (Oberer Muschelkalk, Unterladin) Thüringens im Stammbaum der germanischen Ceratiten. – Freiberger Forschungshefte, Serie C, **427**: 101–112.

REIN, S. (1988b): Rinnen-, Rillen- und Furchenbildungen auf Ceratitensteinkernen. – Veröffentlichungen des Naturkundemuseums Erfurt, **7**: 66–79.

REIN, S. (1988c): Die Ceratiten der *pulcher/robustus*-Zone Thüringens. – Veröffentlichungen Naturhistorisches Museum Schleusingen, **3**: 28–38.

REIN, S. (1989): Über das Regenerationsvermögen der germanischen Ceratiten (Ammonoidea) des Oberen Muschelkalks (Mitteltrias). – Veröffentlichungen Naturhistorisches Museum Schleusingen, **4**: 47–54.

REIN, S. (1990): Über Ceratiten (Cephalopoda, Ammonoidea) mit „fehlenden" Septen. – Veröffentlichungen Naturhistorisches Museum Schleusingen, **5**: 22–25.

REIN, S. (1991): Über Ceratiten mit asymmetrischem Phragmokon. – Veröffentlichungen Naturhistorisches Museum Schleusingen, **6**: 63–69.

REIN, S. (1993a): Juvenile Ceratiten aus dem Hauptmuschelkalk (Anis-Ladin, Mittel-Trias). – Veröffentlichungen des Naturkundemuseums Erfurt, **12**: 9–15.

REIN, S. (1993b): Conellenbildung auf Ceratitensteinkernen. – Veröffentlichungen des Naturkundemuseums Erfurt, **12**: 44–55.

REIN, S. (1993c): Eine Platte mit Kauapparaten der germanischen Ceratiten. – Veröffentlichungen Naturhistorisches Museum Schleusingen, **7–8**: 3–8.

REIN, S. (1994): Bißverletzungen auf Ceratitensteinkernen. – Veröffentlichungen Naturhistorisches Museum Schleusingen, **9**: 85–90.

REIN, S. (1995): Organische Lamellen in Steinkern-Phragmokonen der germanischen Ceratiten. – Veröffentlichungen des Naturkundemuseums Erfurt, **14**: 65–75.

REIN, S. (1996): Über Epöken und das Schwimmvermögen der Ceratiten. – Veröffentlichungen Naturhistorisches Museum Schleusingen, **11**: 65–75.

REIN, S. (1997): Über Wachstum und Lebensalter der germanischen Ceratiten. – Veröffentlichungen des Naturkundemuseums Erfurt, **17**: 197–206.

REIN, S. (1999a): Über *Ceratites armatus* PHIL. und *Ceratites münsteri* PHIL. aus dem Oberen Muschelkalk Thüringens. – Veröffentlichungen Naturhistorisches Museum Schleusingen, **14**: 43–51.

REIN, S. (1999b): Ophiuren als Aasfresser in Ceratitengehäusen? – Veröffentlichungen des Naturhistorischen Museums Erfurt, **18**: 65–69.

REIN, S. (2001): Neue Erkenntnisse zur Evolutionsbiologie der germanischen Ceratiten – Ontogenese, Phylogenese und Dimorphismusverhalten. – Freiberger Forschungshefte, Serie C, **492**: 99–120.

REIN, S. (2003): Zur Biologie der Ceratiten der *spinosus*-Zone – Ergebnisse einer Populationsanalyse, Teil I: Populationsstatistik, Sexual-Dimorphismus und Artkonzept. – Veröffentlichungen des Naturkundemuseums Erfurt, **22**: 29–50.

REIN, S. (2004): Zur Biologie der Ceratiten der *spinosus*-Zone – Ergebnisse einer Populationsanalyse, Teil II: Variationsbreite der Skulptur und Suturbildungen. – Veröffentlichungen des Naturkundemuseums Erfurt, **23**: 33–50.

REIN, S. (2005): Zur Biologie der Ceratiten der *spinosus*-Zone – Ergebnisse einer Populationsanalyse, Teil III: Schlußfolgerungen zur biologischen Organisation und Lebensweise des Ceratitentieres. – Veröffentlichungen des Naturkundemuseums Erfurt, **24**: 13–34.

REIN, S. & OCKERT, W. (2000): Die *enodis/posseckeri*-Zone im Oberen Muschelkalk Thüringens. – Ausbildung und Fossilführung. – Veröffentlichungen des Naturkundemuseums Erfurt, **19**: 43–67.

RIEDEL, A. (1916): Beiträge zur Paläontologie und Stratigraphie der Ceratiten des deutschen Oberen Muschelkalks. – Jahrbuch der Königlich Preußischen Geologischen Landesanstalt zu Berlin, **37**, Teil 1/1: 1–116. – [Erscheinungsjahr 1916 ist zitiert bei: BÜLOW, K. VON (1917): Über einige abnorme Formen bei Ammoniten. – Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft, Monatsbericht, **69**: 132–139.

ROTHE, H. W. (1943): Über die Ceratitenschichten bei Erfurt. – Beiträge zur Geologie von Thüringen, **7/3**: 137–145.

ROTHE, H. W. (1949): Zum Problem des *Ceratites fastigatus* CREDN. Mit Beispielen von thüringischen Fundorten. – Hallesches Jahrbuch für Mitteldeutsche Erdgeschichte, **1**: 27–32.

ROTHE, H. W. (1954): Über die Ceratitenschichten bei Erfurt. – Beiträge zur Geologie von Thüringen, **7/3**: 137–145.

ROTHE, H. W. (1955): Die Ceratiten und die Ceratitenzonen des Oberen Muschelkalks (Trias) im Thüringer Becken. – Beiträge zur Geologie von Thüringen, **8/6**: 255–323.

SALAMON, M., EAGLE, K. & NIEDŹWIEDZKI, R. (2003): A new ceratite record from Upper Silesia (Poland). – Geological Quarterly, **47**: 281–288.

SCHÄFER, K. A. (1971): Zur stratigraphischen Stellung der *Spiriferina*-Bank (Hauptmuschelkalk) im nördlichen Baden-Württemberg. – Jahresberichte und Mitteilungen des Oberrheinischen Geologischen Vereins, Neue Folge, **53**: 207–237.

SCHRAMMEN, A. (1928): Die Lösung des Ceratitenproblems. – Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft, **80**: 26–42.

SCHRAMMEN, A. (1934): Ergebnisse einer neuen Bearbeitung der germanischen Ceratiten. – Jahrbuch der Preußischen Geologischen Landesanstalt, **54** (1933): 421–439.

SEEBACH, K. VON (1861): Die Conchylien-Fauna der weimarischen Trias. – Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft, **13**: 551–666.

SEILACHER, A. (1963): Umlagerung und Rolltransport von Cephalopoden-Gehäusen. – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte, **1963**: 593–615.

SEILACHER, A. (1966): Lobenlibellen und Füllstruktur bei Ceratiten. – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, **125**: 480–488.

SEILACHER, A. (1971): Preservational history of ceratite shells. – Palaeontology, **14**: 307–356.

SEILACHER, A. (1975): Mechanische Simulation und funktionelle Evolution des Ammoniten-Septums. – Paläontologische Zeitschrift, **49**: 268–286.

SPATH, L. F. (1934): Catalogue of fossil Cephalopoda in the British Museum (Natural History). Part IV: The Ammonoidea of the Trias. XVI + 521 S.; London (British Museum, Natural History).

STOLLEY, E. (1916): Über einige Ceratiten des deutschen Muschelkalks. – Jahrbuch der Preußischen Geologischen Landesanstalt zu Berlin, **37**, Teil 1/1: 117–143. – [Erscheinungsjahr zitiert bei BÜLOW (1917): Über einige abnorme Formen bei Ammoniten. – Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft, Monatsbericht, **69**: 132–139.

SUN, T. C. (1928): Mundsaum und Wohnkammer der Ceratiten des Oberen deutschen Muschelkalks. – Dissertation Universität Halle. 20 S.; Leipzig (Weg).

TATZREITER, F. & BALINI, M. (1993): The new genus *Schreyerites* and its type species *Ceratites abichi* MOJSISOVICS, 1882 (Ammonoidea, Anisian, Middle Triassic). – Atti Ticinense di Scienze della Terra, **36**: 1–10.

TORNQUIST, A. (1901): Einige Bemerkungen über das Vorkommen der nodosen Ceratiten auf Sardinien und über die Beziehung der mediterranen zu den deutschen Nodosen. – Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, **1901**: 385–396.

TOZER, E. T. (1994): Canadian Triassic ammonoid faunas. – Geological Survey of Canada, Bulletin, **467**: 1–663.

URLICHS, M. (1993a): Zur Gliederung des Oberen Muschelkalks in Baden-Württemberg mit Ceratiten. – In: HAGDORN, H. & SEILACHER, A. (Hrsg.): Muschelkalk. Schöntaler Symposium. – Sonderbände der Gesellschaft für Naturkunde in Württemberg, **2**: 153–156; Stuttgart, Korb (Goldschneck).

URLICHS, M. (1993b): Zur stratigraphischen Reichweite von *Punctospirella fragilis* (SCHLOTHEIM) im Oberen Muschelkalk Baden-Württembergs. – In: HAGDORN, H. & SEILACHER, A. (Hrsg.): Muschelkalk. Schöntaler Symposium. – Sonderbände der Gesellschaft für Naturkunde in Württemberg, **2**: 209–212; Stuttgart, Korb (Goldschneck).

URLICHS, M. (1995): Große Paläontologen: Friedrich August von Alberti (1795–1878) Begründer des Trias-Systems. – Fossilien, **12**: 308–312.

URLICHS, M. & MUNDLOS, R. (1980): Revision der Ceratiten aus der *atavus*-Zone (Oberer Muschelkalk, Oberanis) von SW-Deutschland. – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B, **48**: 42 S.

URLICHS, M. & MUNDLOS, R. (1985): Immigration of cephalopods into the Germanic Muschelkalk Basin and its influence on their suture line. – In: BAYER, U. & SEILACHER, A. (Hrsg.): Sedimentary and evolutionary cycles. – Lecture notes in Earth Sciences, **1**: 221–236.

URLICHS, M. & MUNDLOS, R. (1987a): Revision der Gattung *Ceratites* DE HAAN 1825 (Ammonoidea, Mitteltrias). I. – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B, **128**: 36 S.

URLICHS, M. & MUNDLOS, R. (1987b): Zur Entstehung von Ceratiten-Pflastern im Germanischen Oberen Muschelkalk (Mitteltrias) Südwestdeutschlands. – Carolinea, **45**: 12–30.
URLICHS, M. & MUNDLOS, R. † (1990): Zur Ceratiten-Stratigraphie im Oberen Muschelkalk (Mitteltrias) Nordwürttembergs. – Jahreshefte der Gesellschaft für Naturkunde in Württemberg, **145**: 59–74.
URLICHS, M. & VATH, U. (1990): Zur Ceratiten-Stratigraphie im Oberen Muschelkalk (Mitteltrias) bei Göttingen (Südniedersachsen). – Geologisches Jahrbuch Hessen, **118**: 125–142.
WEBER, H. & KUBALD, P. (1947): Der Kohlenkeuper an der Reichsautobahn bei Eisenach. – Beiträge zur Geologie von Thüringen, **8**: 190–220.
WEISS, W. (1954): Zur Frage der Muschelkalk-Obergrenze bei Bayreuth. – Erlanger geologische Abhandlungen, **10**: 1–19.
WELZEL, E. (1963): Stratigraphie der Ceratitenschichten im Gebiet Bayreuth-Kronach. – Geologische Blätter von NO-Bayern, **13**: 63–73.
WENGER, R. (1956): Über einige Aberrationen bei Muschelkalk-Ceratiten. – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, **103**: 223–232.
WENGER, R. (1957): Die germanischen Ceratiten. – Palaeontographica, Abteilung A, **108**: 57–129.
WILLMANN, R. (1985): Die Art in Raum und Zeit. Das Artkonzept in der Biologie und Paläontologie. 297 S.; Berlin & Hamburg (Parey).
WUNDERLICH, H. G. (1966): Zur Bestimmung von *Discoceratites*-Bruchstücken mittels Eichkurven. – Paläontologische Zeitschrift, **40**: 56–64.
ZEEH, S. & HAGDORN, H. (2002): Aspekte der Taphonomie von Muschelkalk-Cephalopoden. Teil 2: Diagenese (Zementation und Kompaktion). – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, **223**: 351–376.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. MAX URLICHS, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, 70191 Stuttgart, Deutschland.
E-Mail: urlichs.smns@naturkundemuseum-bw.de

Manuskript erhalten: 8.9.2005, angenommen: 18.10.2006

Tab. 1. Dimorphe *Ceratites*-Paare. Fett: Revidierte Arten, in Klammern: Synonyme (weitere Erläuterungen S. 51).

Makrokonch	Mikrokonch
***Ceratites atavus* Philippi, 1901**	***Ceratites atavus* Philippi, 1901**
Ceratites bivolutus Riedel, 1916	unbekannt
unbekannt	? *Ceratites compressus* Philippi, 1901 (= *C. subnudus* Stolley, 1916)
(=? *Ceratites apertus* Wenger, 1957, *C. terminus* Wenger, 1957)	*Ceratites crassior* Riedel, 1916
Ceratites discus Riedel, 1916	(=? *Ceratites sequens* Riedel, 1916)
***Ceratites dorsoplanus* Philippi, 1901**	***Ceratites dorsoplanus* Philippi, 1901**
***Ceratites enodis* (Quenstedt, 1845)** (= ***C. postlaevis* Rothe, 1955**)	***Ceratites enodis* (Quenstedt, 1845)** (= ***C. obsoletus* (Schrammen, 1934)**)
***Ceratites evolutus* Philippi, 1901** (= ***C. praespinosus* Riedel, 1916,** ***C. subspinosus* Stolley, 1916**)	(= ***C. tenuis* Riedel, 1916,** ***C. bispinatus* Wenger, 1957,** ***C. parabolicus* Wenger, 1957**)
***Ceratites flexuosus* Philippi, 1901** (= ***C. primitivus* Riedel, 1916,** ***C. pinguis* Geisler, 1939,** ***C. luzifer* Rothe, 1955,** ***C. bussei* Urlichs & Mundlos, 1980**)	***Ceratites flexuosus* Philippi, 1901**
Ceratites hercynus Riedel, 1916 (= *C. exiguus* Wenger, 1957)	*Ceratites hercynus* Riedel, 1916
Ceratites laevigatus Philippi, 1901 (= *C. perkeo* Wenger, 1957)	*Ceratites laevigatus* Philippi, 1901
Ceratites laevis Philippi, 1901	*Ceratites laevis* Philippi, 1901
Ceratites levalloisi Benecke, 1914	(=? *Ceratites diversus* Wenger, 1957)
Ceratites optimus Penndorf, 1951	(=? *Ceratites macrocephalus* Wenger, 1957)
Ceratites meissnerianus Penndorf, 1951	*Ceratites meissnerianus* Penndorf, 1951
Ceratites nodosus (Schlotheim, 1813)	*Ceratites nodosus* (Schlotheim, 1813)
***Ceratites obesus* Wenger, 1957** (=? ***C. armatus* Philippi, 1901**)	***Ceratites obesus* Wenger, 1957** (= ***C. franconicus* Welzel, 1963**)
***Ceratites penndorfi* Rothe, 1955** (= ***C. multicostatus* Wenger, 1957,** ***C. nobilis* Wenger, 1957**)	***Ceratites penndorfi* Rothe, 1955**
Ceratites philippii Riedel, 1916	(=? *Ceratites neolaevis* Penndorf, 1951)
***Ceratites postspinosus* Riedel, 1916**	***Ceratites postspinosus* Riedel, 1916**
***Ceratites praecursor* Riedel, 1916**	***Ceratites praecursor* Riedel, 1916**
Ceratites praenodosus Wenger, 1957	unbekannt
Ceratites pulcher Riedel, 1916	unbekannt
Ceratites raricostatus Riedel, 1916	(=? *Ceratites rarinodosus* Riedel, 1916)
? *Ceratites riedeli* Stolley, 1916 (= *C. posseckeri* Rothe, 1937)	unbekannt
Ceratites robustus Riedel, 1916 (= *C. crassinodosus* Welzel, 1963, *C. saraviensis* Maubeuge, 1973)	unbekannt
***Ceratites semipartitus* (Buch, 1849)**	***Ceratites semipartitus* (Buch, 1849)**
Ceratites similis Riedel, 1916	unbekannt
***Ceratites spinosus* Philippi, 1901** (= ***C. muensteri* Philippi, 1901,** ***C. capricornu* Wenger, 1957,** ***C. papillatus* Wenger, 1957**)	***Ceratites spinosus* Philippi, 1901**
(= *Ceratites transgressor* Wenger, 1957)	*Ceratites stolleyi* Sun, 1928
Ceratites sublaevigatus Wenger, 1957	*Ceratites sublaevigatus* Wenger, 1957
Ceratites weyeri Urlichs & Mundlos, 1987	*Ceratites weyeri* Urlichs & Mundlos, 1987

Tab. 2. Fundorte und Stratigraphie der untersuchten *Ceratites*-Arten, sowie zahlenmäßiges Verhältnis von Makro-, Mikrokonchen und Juvenilen. Anisium/Ladinium-Grenze nach BRACK et al. (1999).

Fundort	Lage	Fazies, Lithostratigraphie	Zone, Stufe	Aufbewahrung	Makro-konche	Mikro-konche	Juvenile	Anzahl, gesamt
***Ceratites semipartitus* (BUCH)**								
Verschiedene Fundorte	Nordwürttemberg und Nordbaden	Mergel und Kalksteine des oberen Bairdien-tons bzw. Obere Terebratelbank	*semipartitus* Unter-Ladinium	GZG, GPIH, IGPT, MHI, SMNK, SMNS	36	6	28	nicht quantitativ
***Ceratites dorsoplanus* PHILIPPI**								
Verschiedene Fundorte	Nordwürttemberg und Nordbaden	Dolomitische Mergel γ und Hauptterebratelbank	*dorsoplanus* Unter-Ladinium	GPIH, IGPT, SMNK, SMNS	78	34	80	nicht quantitativ
***Ceratites enodis* (QUENSTEDT)**								
Willmodaer Forst	Bei Erfurt/Thüringen, ehem. Sbr.	Mergel unter Cycloidesbank, REIN (1988a)	*enodis*, Grenze Anisium/Ladinium	IGPT, MNG,NKME, SMNK, SMNS	52	17	42	nicht quantitativ
***Ceratites postspinosus* RIEDEL**								
Neudenau	Bl. 6721 Bad Friedrichshall, ehem. Sbr., R ^{35}19100–19350, H ^{54}61160–61180	Kalksteine 0,50–1,00 m unter bis Tonhorizont β2 oben, Profil: URLICHS & MUNDLOS (1990, Abb. 1)	*postspinosus* Ober-Anisium	SMNS	17 = 25,4%	10 = 14,9%	40 = 59,7%	67
***Ceratites penndorfi* ROTHE**								
Neudenau	Siehe oben	Kalksteine 0,50–1,00 m unter bis Tonhorizont β2 oben, Profil: URLICHS & MUNDLOS (1990, Abb. 1)	*postspinosus* Ober-Anisium	SMNS, SMNK	1	7	33	41
***Ceratites spinosus* PHILIPPI**								
Neudenau	Siehe oben	Mergel des Tonhorizonts β1 und Kalksteine bis 0,3 m darüber, Profil: URLICHS & MUNDLOS (1990, Abb. 1)	untere *spinosus* Ober-Anisium	SMNS	17 = 20,7%	12 = 14,7%	53 = 64,4%	82
Heckfeld	Lauda-Königshofen, Bl. 6423 Ahorn, Straßenbau, R ^{35}44150, H ^{54}90200	Ceratitenpflaster an Basis Tonhorizont β1, Profil: URLICHS & MUNDLOS (1987b, Abb. 5)	untere *spinosus* Ober-Anisium	SMNS	22 = 21,4%	21 = 20,4%	60 = 58,2%	103
***Ceratites obesus* WENGER**								
Neudenau	Siehe oben	Kalksteine 1,5–2,5 m über Tonhorizont β1, Profil: URLICHS & MUNDLOS (1990, Abb. 1)	obere *spinosus* Ober-Anisium	SMNS	13 = 13,7%	29 = 30,6%	53 = 55,8%	95
Neudenau	Siehe oben	Mergel, Tonhorizont β1, Profil: URLICHS & MUNDLOS (1990, Abb. 1)	obere *spinosus* Ober-Anisium	SMNS	15 = 10,8%	33 = 23,7%	91 = 65,5%	139
Heckfeld	Siehe oben	Tonhorizont β1, 0,05–0,20 m über Basis, Profil: URLICHS & MUNDLOS (1990, Abb. 1)	untere *spinosus* Ober-Anisium	SMNS	0	16 = 22,2%	56 = 77,8%	72
Heckfeld	Siehe oben	Ceratitenpflaster an Basis Tonhorizont β1, Profil: URLICHS & MUNDLOS (1987b, Abb. 5)	untere *spinosus* Ober-Anisium	SMNS	11 = 6,9%	52 = 32,7%	96 = 60,4%	159
***Ceratites evolutus* PHILIPPI**								
Neudenau	Siehe oben	Mergel an Basis Tonhorizont α, Profil: URLICHS & MUNDLOS (1990, Abb. 1)	obere *evolutus* Ober-Anisium	SMNS	38 = 22,1%	11 = 6,4%	123 = 71,5%	172
Bruchsal	Bl. 6817 Bruchsal, ehem. Sbr. im Gewann Schindgasse, R ^{34}69360, H ^{54}40400	Ceratitenpflaster 1,20 m über Spiriferinabank bzw. 1,00 m unter Tonhorizont α, Profil: MAYER (1961, Abb. 10), Grabungsplan: MAYER (1961, Abb. 3)	untere *evolutus* Ober-Anisium	GZG, IGPT, SMNK	58 = 11,1%	74 = 14,1%	392 = 74,8%	524
Sindelfingen-Darmsheim	Bl. 7219 Weil der Stadt, Sbr. SCHÄFER, R ^{34}95800, H ^{35}96000	Ceratitenpflaster an Oberfläche Spiriferinabank, Profil: SCHÄFER (1971, Abb. 2, 5)	untere *evolutus* Ober-Anisium	SMNS	22	0	9	31
***Ceratites praecursor* RIEDEL**								
Neudenau	Siehe oben	Mergel an der Basis Tonhorizont α, Profil: URLICHS & MUNDLOS (1990, Abb. 1)	obere *evolutus* Ober-Anisium	SMNS	16 = 10,9%	18 = 12,2%	113 = 76,9%	147
Bruchsal	Siehe oben	Ceratitenpflaster 1,00 m unter Tonhorizont α, Profil: MAYER (1961, Abb. 10)	untere *evolutus* Ober-Anisium	GZG, IGPT, SMNK	16 = 6,9%	38 = 16,3%	179 = 76,8%	233
Sindelfingen-Darmsheim	Siehe oben	Ceratitenpflaster an Oberfläche Spiriferinabank, Profil: SCHÄFER (1971, Abb. 2, 5)	untere *evolutus* Ober-Anisium	SMNS	10	4	8	22
***Ceratites atavus* PHILIPPI**								
Remseck-Neckarrems	Bl. 7121 Stuttgart-Nordost, ehem. Sbr., R ^{35}21300, H ^{39}14500	Haßmersheimer Mergelschiefer 3, Profil: URLICHS & MUNDLOS 1980, Abb. 1	untere *atavus* Ober-Anisium	SMNS, MHI	11 = 13,9%	17 = 21,5%	51 = 64,6%	79
***Ceratites flexuosus* PHILIPPI**								
Remseck-Neckarrems	Siehe oben	Haßmersheimer Mergelschiefer 3, Profil: URLICHS & MUNDLOS 1980, Abb. 1	untere *atavus* Ober-Anisium	SMNS, MHI	9 = 9,2%	17 = 17,3%	72 = 73,5%	98

Tab. 3. Maße der untersuchten *Ceratites*-Arten (Abkürzungen S. 7).

	D2 (cm)	x±σ(cm)	n	NW1 (%)	x±σ(%)	n	NW2 (%)	x±σ(%)	n	Q1 (%)	n	Q2 (%)	n	S1 (%)	x±σ(%)	n	S2 (%)	x±σ (%)	n	G (n)	Lo (n)
***Ceratites semipartitus* (BUCH), Fränkische Grenzschichten, Bairdienton, 0,40 m über Oberer Terebratelbank und höher, verschiedene Fundpunkte in Nordbaden und Nordwürttemberg**																					
Makrokonche	21,2–29,5	24,8±2,4	25	15,8–18,4		4	12,7–15,8	14,2±1,1	25	59	1	46–59	3	45,0–50,4		5	46,8–54,5	50,4±2,4	25	17–21	2–9
Mikrokonche	14,0–19,6	17,9±1,9	6				12,2–14,0	13,3±0,9	6			51	1				50,0–54,1	52,3±1,7	6	17–23	2–8
Juvenile	20,4–24,2	22,4±1,4	9				13,1–14,0	13,3±0,5	9			41–42	2				50,4–55,4	52,3±1,9	8	12–18	0
"	15,5–19,8	18,5±1,3	11	13,3–16,0		2	12,0–15,1	13,0±1,0	11			64	1	49,8–49,0		2	47,0–54,8	52,4±2,4	11	16–19	0
"	10,4–14,0	12,7±1,2	8				11,1–14,7	12,8±1,2	8								51,1–53,8	52,5±0,8	8	13–17	0
***Ceratites semipartitus* (BUCH), Obere Terebratelbank bis 0,35 m darüber, verschiedene Fundpunkte in Nordbaden und Nordwürttemberg**																					
Makrokonche	20,8–25,9	23,9±2,3	11	17,8		1	13,2–15,9	14,8±0,9	11			46	1	47,8–49,3		4	44,0–53,8	49,1±3,1	11	16–21	2–4
***Ceratites dorsoplanus* PHILIPPI, Dolomitische Mergel γ und Hauptterebratelbank, verschiedene Fundpunkte in Nordbaden und Nordwürttemberg**																					
Makrokonche	16,9–20,5	18,7±1,2	27	17,0–22,7	19,5±1,7	8	13,1–20,0	15,8±1,6	27			57–71	6	42,9–49,9	46,6±2,4	10	48,6–53,7	50,0±1,6	27	16–22	2–6
juv. Makrok.	15,1–20,7	17,0±1,4	26	15,2–17,6	16,1±1,0	5	13,8–17,2	15,2±1,0	25	66	1	50–68	6	45,3–49,0		3	47,1–53,3	49,5±1,8	25	13–18	0
" "	10,4–14,8	12,5±1,3	26	14,3–15,8	14,4±1,4	7	11,1–15,9	13,4±1,3	25					47,6–52,3	50,7±1,8	8	47,9–53,7	51,4±1,4	25	12–18	0
" "	5,8–10,0	8,5±1,5	10	13,2–15,2		4	11,5–14,7	12,4±1,1	10					50,0		2	50,6–52,8	52,0±1,0	10	14–18	0
Mikrokonche	12,0–15,1	13,5±1,1	17	13,2–16,6	14,3±1,3	5	12,4–16,3	13,8±1,0	16	50	2	51–64	4	47,6–50,9	49,4±1,5	6	49,3–53,6	51,3±1,7	14	19–22	2–6
juv. Mikrok.	10,1–12,0	11,2±0,7	10	11,5–14,8	13,7±1,5	5	11,3–13,7	12,6±1,0	10	62	1	53	1	44,7–51,7	49,4±2,1	5	51,2–55,7	53,2±1,4	10	17–20	0
" "	5,1–10,0	7,4±1,2	8	12,2		1	10,6–14,5	11,9±1,4	7					52,3–53,2		2	51,3–53,5	52,9±0,9	7	17–20	0
***Ceratites enodis* (QUENSTEDT), Tonhorizont unter Cycloidesbank, Erfurt/Thüringen**																					
Makrokonche	8,4–11,4	9,3±0,6	52				20,6–29,4	24,9±3,1	51	75	1	61–80	24	43,2		1	37,0–46,6	41,7±2,4	52	17–25	2–9
Mikrokonche	6,3–7,9	7,4±0,4	17	26,3		1	18,7–24,3	19,7±1,9	17	69	1	68–75	7	43,8–44,7		4	40,4–47,8	45,5±2,1	16	16–23	2–11
Juvenile	8,2–9,4	8,7±0,4	10				18,7–25,3	22,5±1,6	8			63–74	6				42,4–45,7	43,4±2,0	8	15–20	0
"	7,2–8,0	7,6±0,3	11	19,8		1	17,7–21,6	18,6±2,1	10	74	1	65–76	6	45,5		1	41,8–47,1	46,0±2,1	10	16–18	0
"	6,1–7,0	6,6±0,3	21	16,2–18,5		2	14,1–19,1	16,5±1,3	21	73	1	67–77	18	46,3		1	45,2–51,4	47,8±1,9	21	12–17	0
***Ceratites postspinosus* RIEDEL, Tonhorizont β2, Neudenau und andere Fundpunkte in Nordwürttemberg**																					
Makrokonche	11,7–15,6	13,3±1,1	24	20,3–24,8	22,8±1,3	20	20,0–24,3	22,0±1,4	22	90–94	2	83–89	5	40,7–46,2	44,4±2,0	19	43,5–47,2	45,2±1,4	22	15–18	2–5
Mikrokonche	9,4–10,8	10,0±0,6	9	19,9–22,6	20,8±1,0	9	17,9–21,3	19,6±1,1	9	84–89	2	86	1	41,5–47,3	45,1±1,9	9	42,5–48,5	46,6±2,2	9	15–20	2–5
***Ceratites penndorfi* ROTHE, Tonhorizont β2, Neudenau bei Heilbronn und andere Fundpunkte in Nordwürttemberg**																					
Makrokonche	16,5–19,7	17,2±1,0	11	28,2–30,1	28,9±0,8	5	26,3–28,5	27,2±0,8	10			90	1	39,4–41,6	41,0±1,4	6	39,2–43,8	42,0±1,6	9	15–21	2–4
Mikrokonche	13,4–15,3	13,9±0,9	16	25,5–30,8	28,0±1,9	13	25,0–28,9	26,8±1,5	16	85–90	2	77–88	4	38,3–43,5	41,3±1,4	13	39,0–44,1	42,2±2,3	14	15–20	2–4
***Ceratites obesus* WENGER, 1,5–2,5 m über Tonhorizont β1, Neudenau/Nordwürttemberg**																					
Makrokonche	10,2–12,1	11,4±0,7	11	22,0–26,8	23,8±1,6	10	21,5–23,7	22,5±1,0	11	83–94	7	83–93	8	38,9–45,0	43,8±1,1	8	42,7–47,4	45,2±1,9	9	16–21	(2) 3–4
Mikrokonche	8,0–9,7	8,6±0,6	29	20,6–26,1	23,1±1,7	24	18,3–24,1	21,3±1,7	25	79–94	13	77–90	13	41,2–47,1	44,1±1,8	24	42,2–49,5	45,3±1,9	23	16–20	(2) 3–5
***Ceratites obesus* WENGER, Tonhorizont β1, Neudenau/Nordwürttemberg**																					
Makrokonche	9,8–11,2	10,6±0,5	6	22,6–25,6	24,1±1,2	5	21,5–25,3	23,8±1,4	6	89–100	3	87–94	4	36,4–46,5	42,6±3,8	5	38,4–46,2	43,1±2,5	6	15–18	2–3
Mikrokonche	6,5–9,0	7,5±0,7	28	21,8–26,7	24,3±1,5	24	21,5–26,2	22,3±0,9	28	82–92	7	77–90	6	40,2–45,6	42,0±2,2	26	37,7–47,4	43,9±2,0	28	15–20	2–5
***Ceratites obesus* WENGER, Tonhorizont β1 unten, Heckfeld/Nordbaden**																					
Makrokonche	9,5–10,7	9,9±0,5	6	23,7–27,0	25,4±1,5	6	23,4–25,0	24,1±0,7	6	92–93	2	93	1	38,4–44,1	42,2±2,3	5	41,1–44,7	42,8±1,3	6	16–20	2–5
Mikrokonche	5,6–8,5	7,4±0,7	57	21,3–26,8	24,0±1,7	49	21,3–25,3	22,3±1,3	51	79–92	20	80–92	26	38,9–46,2	43,0±1,6	48	39,7–46,0	43,7±1,6	55	16–21	(2) 3–10
Juvenile	8,1–9,1	8,5±0,3	18	24,2–28,1	25,0±1,7	13	22,1–25,0	23,6±1,0	17	87–93	2	84–91	4	40,4–44,2	42,3±1,6	13	41,0–45,5	42,8±1,6	15	14–18	0
"	7,1–7,9	7,3±0,3	21	21,6–26,3	23,8±1,6	15	19,4–25,0	21,9±1,4	20	80–88	6	80–87	7	38,8–45,1	43,3±1,8	12	41,6–47,2	44,5±1,5	20	14–17	0
"	6,1–7,0	6,7±0,3	21	21,5–26,9	23,6±1,0	18	19,3–24,5	21,4±1,3	23	80–91	7	77–80	7	41,9–45,0	43,3±1,5	19	42,7–49,0	44,7±1,4	20	13–16	0
"	5,1–6,0	5,6±0,3	19	20,6–23,6	22,1±0,9	13	17,7–22,4	20,2±1,6	18	76–90	12	73–87	13	41,7–46,7	43,3±1,5	12	40,7–54,6	44,5±1,4	18	13–14	0
"	4,3–5,0		2	20,8–23,8		2	18,6–19,2		2			75–79	2				41,1–44,6		2	12–14	0

Fortsetzung Tab. 3.

	D2 (cm)	x±σ(cm)	n	NW1 (%)	x±σ (%)	n	NW2 (%)	x±σ(%)	n	Q1 (%)	n	Q2 (%)	n	S1 (%)	x±σ(%)	n	S2 (%)	x±σ(%)	n	G (n)	L:o (n)
***Ceratites spinosus* PHILIPPI, Bereich Tonhorizont β1, Neudenau/Nordwürttemberg**																					
Makrokonche	9,0–10,7	10,3±0,6	17	27,4–32,8	30,0±1,6	16	26,7–30,4	28,8±1,2	18	89–96	5	83–87	4	36,7–44,8	40,2±2,0	14	37,1–45,3	40,2±1,8	18	16–20	(2) 3–7
Mikrokonche	6,4–8,6	8,3±0,5	8	27,4–30,3	29,0±1,2	6	25,0–28,6	27,9±0,7	8			100	1	40,2–40,9		4	39,3–43,6	40,9±1,5	6	16–18	2–4
***Ceratites spinosus* PHILIPPI, Tonhorizont β1 unten, Heckfeld/Nordbaden**																					
Makrokonche	9,0–11,4	10,0±0,5	21	26,9–30,8	28,6±1,6	16	24,7–30,7	27,2±1,7	20	91–94	5	84–92	9	38,1–42,9	40,9±1,5	16	37,5–44,0	41,8±1,9	19	16–20	2–4
Mikrokonche	6,4–8,1	7,4±0,6	21	27,6–30,1	27,9±1,1	14	24,3–28,0	25,6±1,0	21	86–91	6	84–94	8	39,0–42,6	41,1±1,1	13	39,7–43,7	42,9±1,5	21	17–20	(2) 3–9
Juvenile	8,1–9,6	8,7±0,5	18	26,0–30,4	28,3±1,3	16	25,0–28,9	26,7±1,4	18	86–92	6	85–93	7	38,3–44,9	40,3±1,6	17	39,6–46,0	41,7±1,7	17	14–15	0
"	7,2–8,0	7,6±0,3	14	25,0–27,4	26,6±1,2	12	24,0–26,5	25,0±1,0	14	86–88	5	81–90	6	40,2–44,9	42,1±1,1	12	40,0–44,4	42,9±1,6	14	14–16	0
"	6,1–7,0	6,6±0,3	16	25,0–28,7	26,5±1,4	16	24,2–26,5	24,9±1,1	16	85–93	7	83–90	6	39,8–46,2	41,8±1,8	16	41,1–46,1	43,6±1,7	18	12–14	0
"	5,4–5,9	5,7±0,2	7	24,3–26,6		4	23,2–25,4	24,2±0,9	6	90–93	2	89	1	39,7–43,5		3	42,4–44,8	43,3±1,1	7	13–14	0
"	4,4–5,0	4,4±0,3	5	22,0–25,7		4	21,1–23,8		4	88–90	2	83–85	3	40,7–45,7		4	42,9–45,9	44,8±1,3	5	12–14	0
***Ceratites evolutus* PHILIPPI, Basis Tonhorizont α, Neudenau/Nordwürttemberg**																					
Makrokonche	7,0–9,6	8,0±0,9	33	29,6–34,6	32,2±1,9	27	29,0–34,9	31,2±1,9	32	91–92	2	85	1	35,1–39,1	36,5±1,4	16	35,5–40,3	38,4±1,6	27	16–19	2–3
Mikrokonche	5,9–6,5	6,2±0,2	8	30,8–32,4	32,3±2,0	6	27,0–30,7	29,1±1,7	8	96	1	83–100	2	35,5–39,0	37,0±1,0	6	33,3–42,9	40,2±2,1	8	15–20	2–10
***Ceratites evolutus* PHILIPPI, 1,0 m unter Tonhorizont α, Bruchsal/Nordbaden**																					
Makrokonche	7,0–8,5	7,6±0,4	26	33,7–34,1		3	29,5–34,2	31,9±1,4	23					35,9–39,8		3	34,1–42,2	37,7±2,4	26	15–20	2–5
Mikrokonche	5,4–6,6	6,2±0,4	27	32,9		1	29,7–34,9	31,9±1,9	23					35,5–39,0	37,0±1,1	6	34,9–44,5	39,4±2,5	23	15–20	2–5
***Ceratites evolutus* PHILIPPI, Oberfläche Spiriferinabank, Sindelfingen-Darmsheim/Nordwürttemberg**																					
Makrokonche	7,1–10,1	8,1±0,9	16	30,9–33,7	31,9±0,9	13	29,1–34,8	29,9±1,7	15					35,0–39,0	36,2±1,3	11	35,8–42,2	39,0±1,8	15	16–20	2–6
***Ceratites praecursor* RIEDEL, Basis Tonhorizont α, Neudenau/Nordwürttemberg**																					
Makrokonche	6,4–7,9	7,0±0,5	16	25,0–30,4	28,4±1,4	11	23,5–27,9	26,1±1,2	13	86	1			37,2–42,5	39,1±1,7	12	37,8–44,1	40,2±1,9	14	15–18	2–4
Mikrokonche	5,5–5,9	5,7±1,2	6	25,4–29,4	26,7±1,7	5	23,6–25,9	24,8±0,9	5			92	1	37,5–42,7	39,1±2,4	5	39,7–43,9	42,0±1,8	5	15	2
***Ceratites praecursor* PHILIPPI, 1,0 m unter Tonhorizont α, Bruchsal/Nordbaden**																					
Makrokonche	6,7–7,4	7,1±0,4	8				21,4–27,4	25,5±2,0	7								37,1–40,5	39,0±1,6	7	16–18	2–3
Mikrokonche	5,7–6,4	6,0±0,2	19	25,0–28,6		4	22,4–27,4	25,1±1,6	18					36,2–43,7		4	36,2–44,4	41,2±3,7	18	16–19	2–4
***Ceratites praecursor* PHILIPPI, Oberfläche Spiriferinabank, Sindelfingen-Darmsheim/Nordwürttemberg**																					
Makrokonche	7,4–9,4	7,9±0,7	10	25,0–29,7	26,8±1,9	5	24,0–26,7	24,9±1,0	9					36,2–40,2		4	37,6–43,8	41,6±2,0	9		2–5
Mikrokonche	6,2–6,5		4	26,3–27,6		3	23,4–24,6		3					36,2–41,2	39,3±1,2	5	40,0–46,9		4		2–3
***Ceratites atavus* PHILIPPI, Haßmersheimer Mergelschiefer 3, Remseck-Neckarrems bei Stuttgart**																					
Makrokonche	4,6–4,9	4,7±0,1	11	17,3–18,8	18,1±0,5	5	17,4–19,4	18,4±0,9	11	68–78	5	68–75	5	43,3–50,0	47,7±2,2	7	43,7–48,9	47,7±1,0	7	14–16	2–3
Mikrokonche	3,7–4,2	4,0±0,2	17	17,1–20,0	18,4±1,5	10	17,1–20,0	18,4±1,0	11	68–77	12	73–77	3	46,9–50,0	48,6±1,2	14	44,7–51,2	46,0±3,0	13	14–17	2–3
Juvenile	4,1–4,7	4,3±0,3	17	16,7–19,5	18,5±1,1	10	16,7–19,8	18,0±1,0	12	67–78	9	71–80	4	46,3–52,9	49,0±1,8	13	45,1–51,1	48,0±2,0	9	12–14	0
"	3,2–4,0	3,8±0,2	28	17,0–19,2	18,4±0,9	21	16,7–19,7	18,2±1,2	22	68–78	15	67–78	9	45,7–51,8	46,6±2,9	21	44,7–51,2	46,6±2,9	16	12–14	0
***Ceratites flexuosus* PHILIPPI, Haßmersheimer Mergelschiefer 3, Remseck-Neckarrems bei Stuttgart**																					
Makrokonche	5,4–5,8	5,6±0,2	9	20,3–23,8	21,9±1,1	6	21,4–22,8	22,6±0,9	7	70–85	9	71–85	7	44,6–50,8	49,5±2,0	8	43,6–49,1	46,2±2,2	9	14–16	2–3
Mikrokonche	3,9–4,8	4,4±0,2	14	21,5–24,1	22,4±0,9	11	21,1–23,3	22,4±0,4	7	70–84	9	71–84	6	43,9–49,1	47,1±1,8	12	42,2–47,4	45,5±1,9	6	14–16	2–4
Juvenile	4,1–5,0	4,5±0,3	46	20,3–23,5	22,0±1,1	28	20,2–23,0	22,2±0,9	26	70–86	16	67–85	22	45,5–50,0	47,6±1,7	25	43,5–47,8	45,5±1,7	30	10–14	0
"	3,0–4,0	3,7±0,3	22	20,2–23,7	22,0±1,0	19	21,2–23,2	22,1±0,8	13	75–82	13	73–84	7	45,1–50,0	47,5±1,6	18	41,6–46,2	44,7±2,3	13	12–14	0

Tafel 1

Ceratites semipartitus (BUCH), Lateralansichten. – × 0,5.

Fig. 1. Mikrokonch, Allotypus (Orig. PHILIPPI 1901, Taf. 54, Fig. 1); Oberer Muschelkalk: *semipartitus*-Zone, Unter-Ladinium; Rehainviller/Lothringen; GZG 392–9.

Fig. 2. Makrokonch, Lectotypus (Orig. BUCH 1849, Taf. 3, Fig. 1–2); die Wülste auf der Wohnkammer sind korrodiert; Oberer Muschelkalk: Terebratelschichten, *semipartitus*-Zone, Unter-Ladinium; Lunéville/Lothringen; MB C.971.

1
2

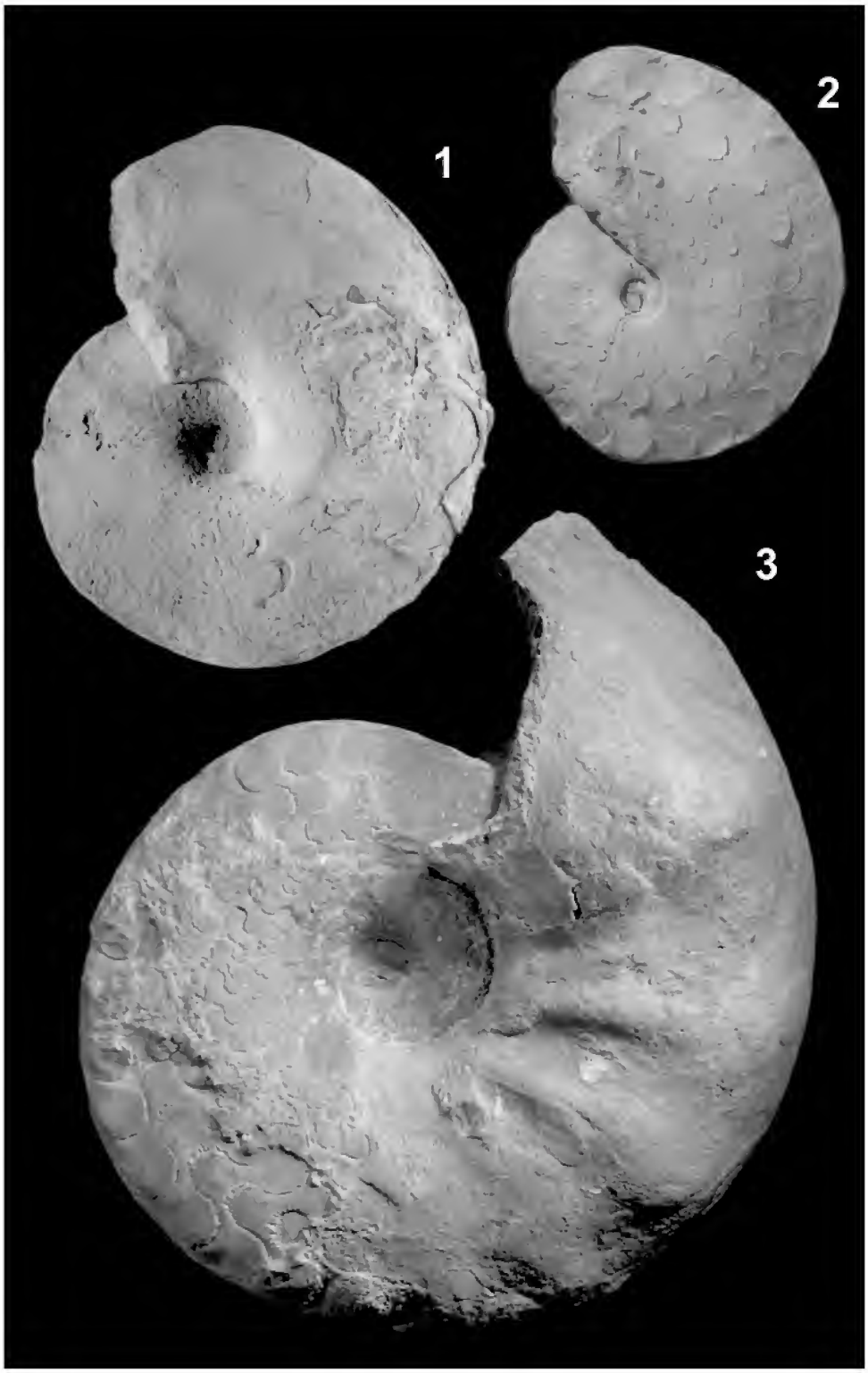
Tafel 2

Ceratites dorsoplanus PHILIPPI. – × 0,5.

Fig. 1. Mikrokonch mit Bewuchs von *Placunopsis ostracina* (SCHLOTHEIM); Oberer Muschelkalk: Bereich Dolomitische Mergel γ, *dorsoplanus*-Zone, Unter-Ladinium; Stbr. P. KLEINKNECHT, Kupferzell-Rüblingen/Hohenlohe-Kreis; SMNS 25409/4, leg. J. G. WEGELE.

Fig. 2. Juveniler Makrokonch, Phragmokon; Oberer Muschelkalk: Dolomitische Mergel γ, *dorsoplanus*-Zone, Unter-Ladinium; Stbr. P. KLEINKNECHT, Kupferzell-Rüblingen/Hohenlohe-Kreis; SMNS 25409/11, leg. J. G. WEGELE.

Fig. 3. Makrokonch; Oberer Muschelkalk: Hauptterebratelbank, *dorsoplanus*-Zone, Unter-Ladinium; Crailsheim; SMNS 17573.


1
2
3

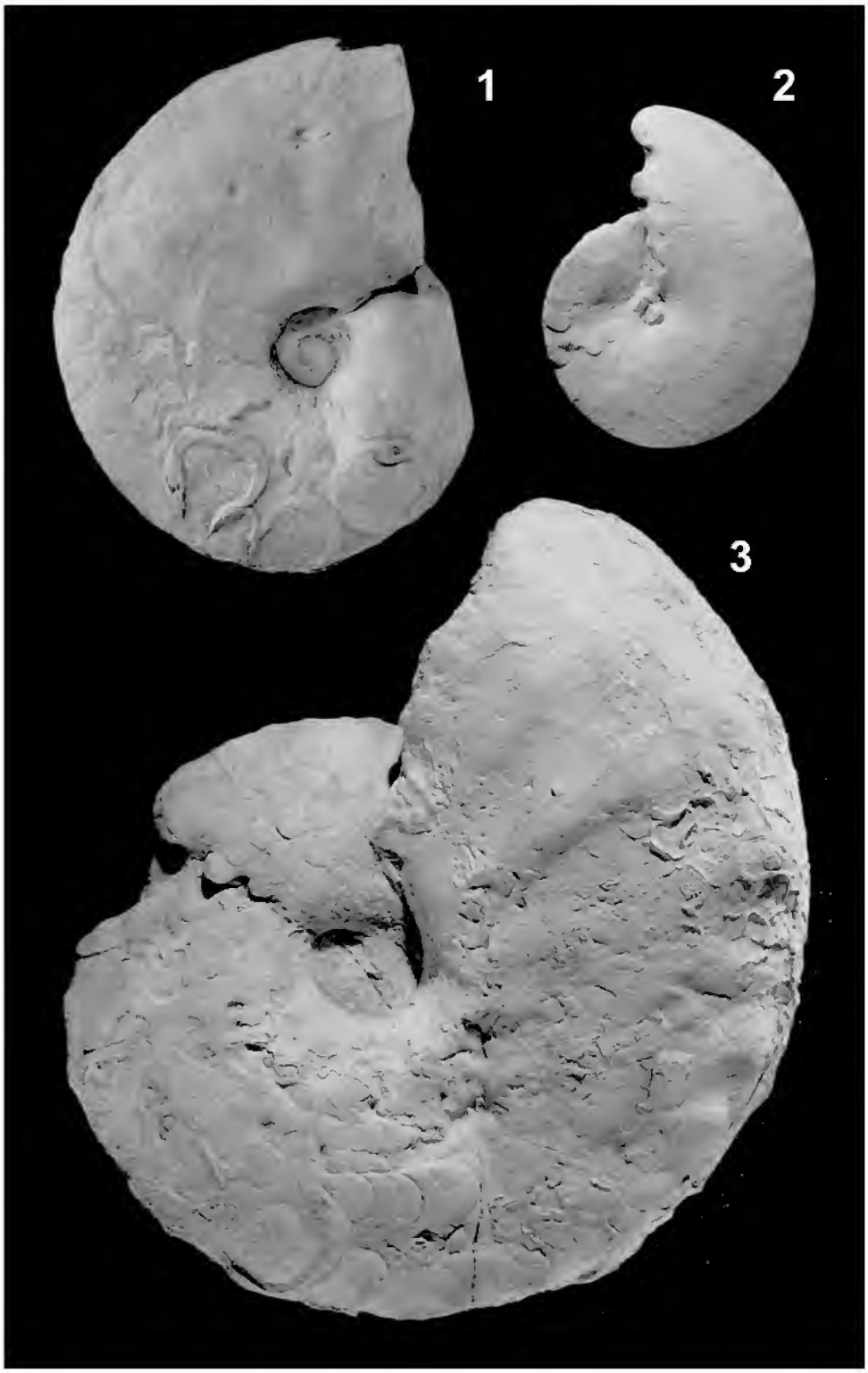
Tafel 3

Ceratites dorsoplanus PHILIPPI. – × 0,5.

Fig. 1. Mikrokonch mit Bewuchs von *Placunopsis ostracina* (SCHLOTHEIM), Lectotypus (Orig. PHILIPPI 1901, Taf. 52, Fig. 1); Oberer Muschelkalk: *dorsoplanus*-Zone, Unter-Ladinium; Lautenbach/Meißner, Nordhessen; GZG 392–7.

Fig. 2. Juveniler Mikrokonch, Phragmokon; Oberer Muschelkalk: Dolomitische Mergel γ, *dorsoplanus*-Zone, Unter-Ladinium; Steinbruch P. KLEINKNECHT, Kupferzell-Rüblingen/Hohenlohe-Kreis; SMNS 25407/9, leg. J. G. WEGELE.

Fig. 3. Makrokonch mit Bewuchs von *Placunopsis ostracina* (SCHLOTHEIM), Allotypus (Paralectotypus zu PHILIPPI 1900: 421); Oberer Muschelkalk: *dorsoplanus*-Zone, Unter-Ladinium; Wilhelmstollen am Meißner/Nordhessen; MB C.1125, leg. E. PHILIPPI.


1
2
3

Tafel 4

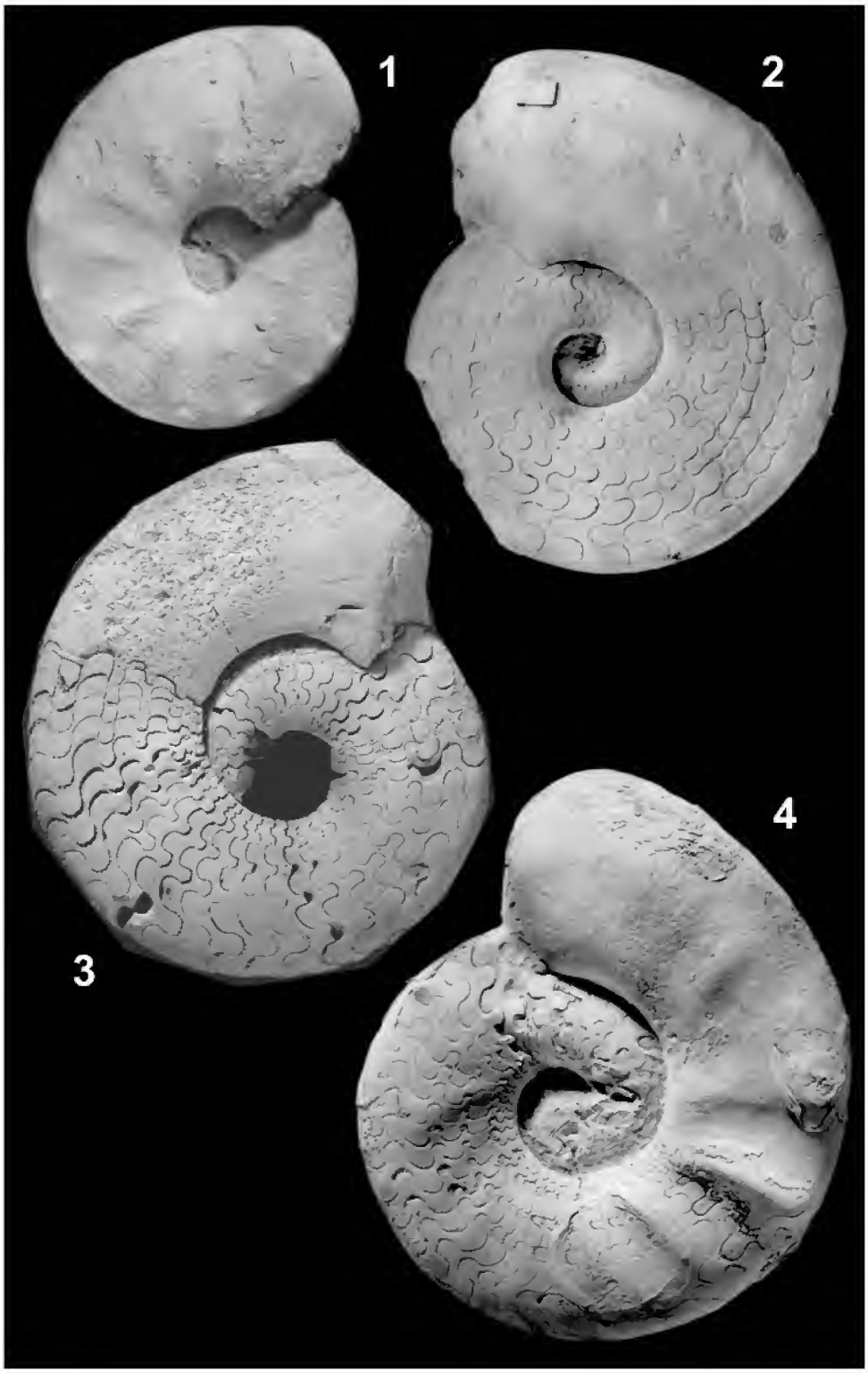
Ceratites enodis (QUENSTEDT). – × 0,67.

Fig. 1. Mikrokonch; Oberer Muschelkalk: Mergel unter Cycloidesbank, *enodis*-Zone, Grenzbereich Anisium-Ladinium; Willrodaer Forst bei Erfurt/Thüringen; NKME 1926/53.

Fig. 2. Makrokonch; Oberer Muschelkalk: Mergel unter Cycloidesbank, *enodis*-Zone, Grenzbereich Anisium-Ladinium; Willrodaer Forst bei Erfurt/Thüringen; NKME 1926/48.

Fig. 3. Makrokonch (Beleg SEEBACH 1861: 101); Oberer Muschelkalk: Grenze untere/obere Tonplatten, Grenzbereich Anisium-Ladinium; Weimar/Thüringen; GZG 72–243.

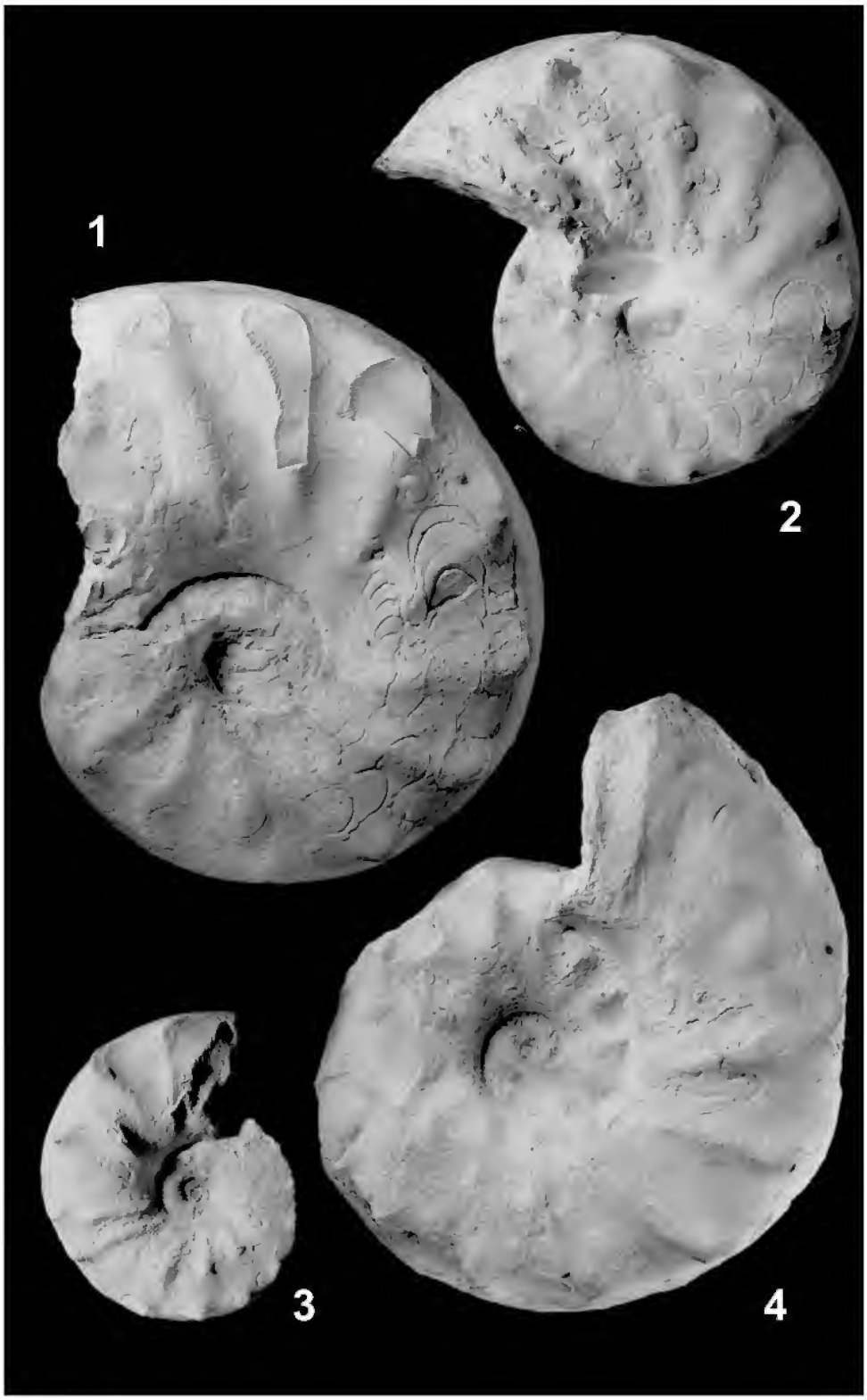
Fig. 4. Makrokonch; Oberer Muschelkalk: 2,40–3,20 m über Cycloidesbank γ, *sublaevigatus*-Zone, Unter-Ladinium; Dettelbach/Unterfranken; SMNS 65423/2, leg. R. ERNST.


1
2
3
4

Tafel 5

Fig. 1–3. *Ceratites postspinosus* RIEDEL; Oberer Muschelkalk: Tonhorizont β2, *postspinosus*-Zone, Ober-Anisium; Neudenau/Kreis Heilbronn; leg. R. MUNDLOS. – × 0,5. **1**: Mikrokonch; SMNS 24501/5. **2**: Makrokonch mit Bewuchs von *Placunopsis ostracina* (SCHLOTHEIM); SMNS 24501/19. **3**: Juveniles Exemplar; SMNS 24501/29.

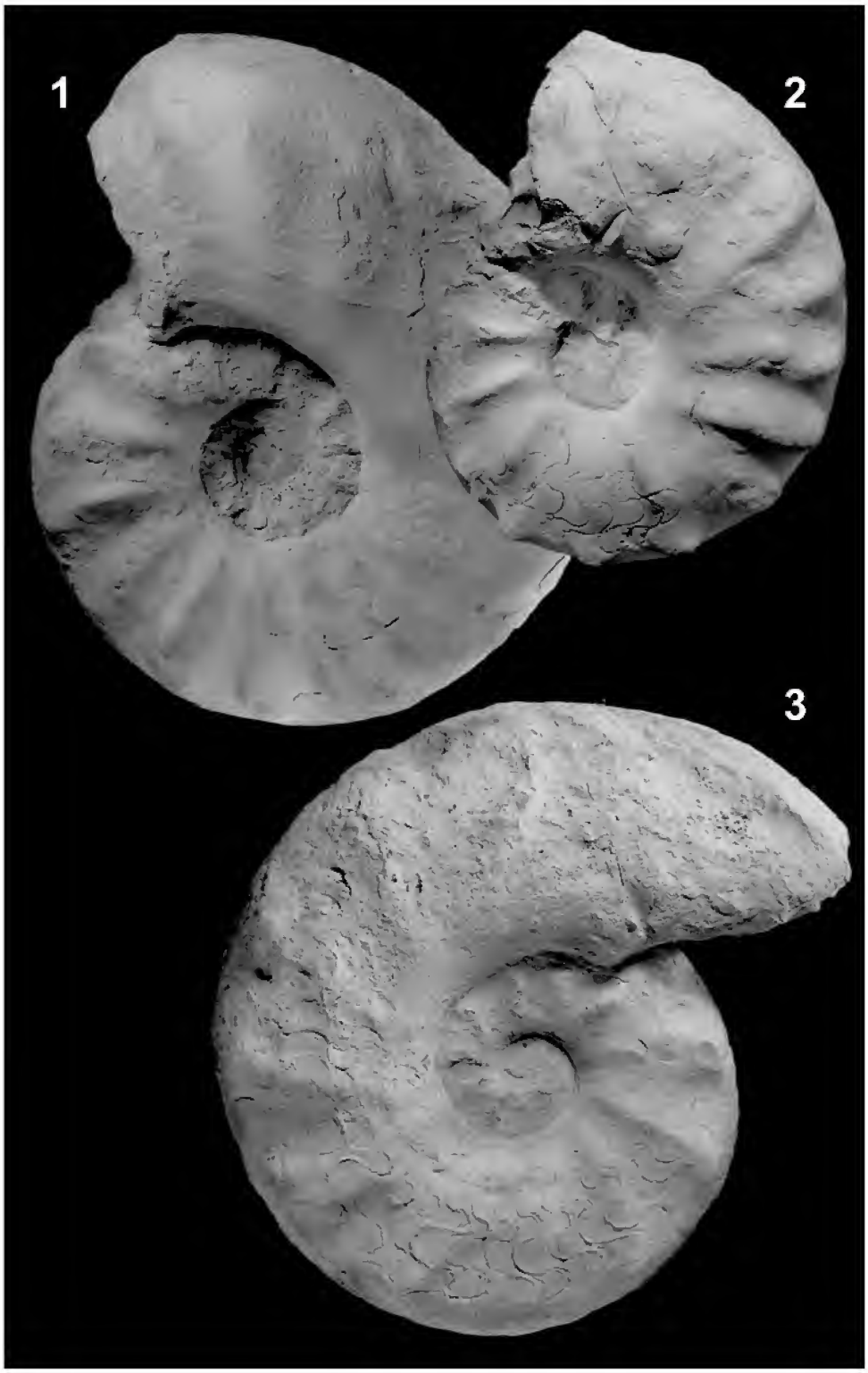
Fig. 4. *Ceratites penndorfi* ROTHE, Skulpturensteinkern mit Anwachsstreifen; Oberer Muschelkalk: *postspinosus*-Zone, Ober-Anisium; Steinbruch P. KLEINKNECHT, Kupferzell-Rüblingen/Hohenlohe-Kreis; SMNS 75317/1, leg. J. G. WEGELE. – × 0,5.


1
2
3
4

Tafel 6

Fig. 1–2. *Ceratites penndorfi* ROTHE. Oberer Muschelkalk: Tonhorizont β2, *postspinosus*-Zone, Ober-Anisium; Neudenau/Kreis Heilbronn, leg. R. MUNDLOS. – × 0,5. **1**: Makrokonch; SMNS 24491/7. **2**: Mikrokonch mit Bewuchs von *Placunopsis ostracina* (SCHLOTHEIM) auf der Wohnkammerinnenseite; SMNS 24491/11.

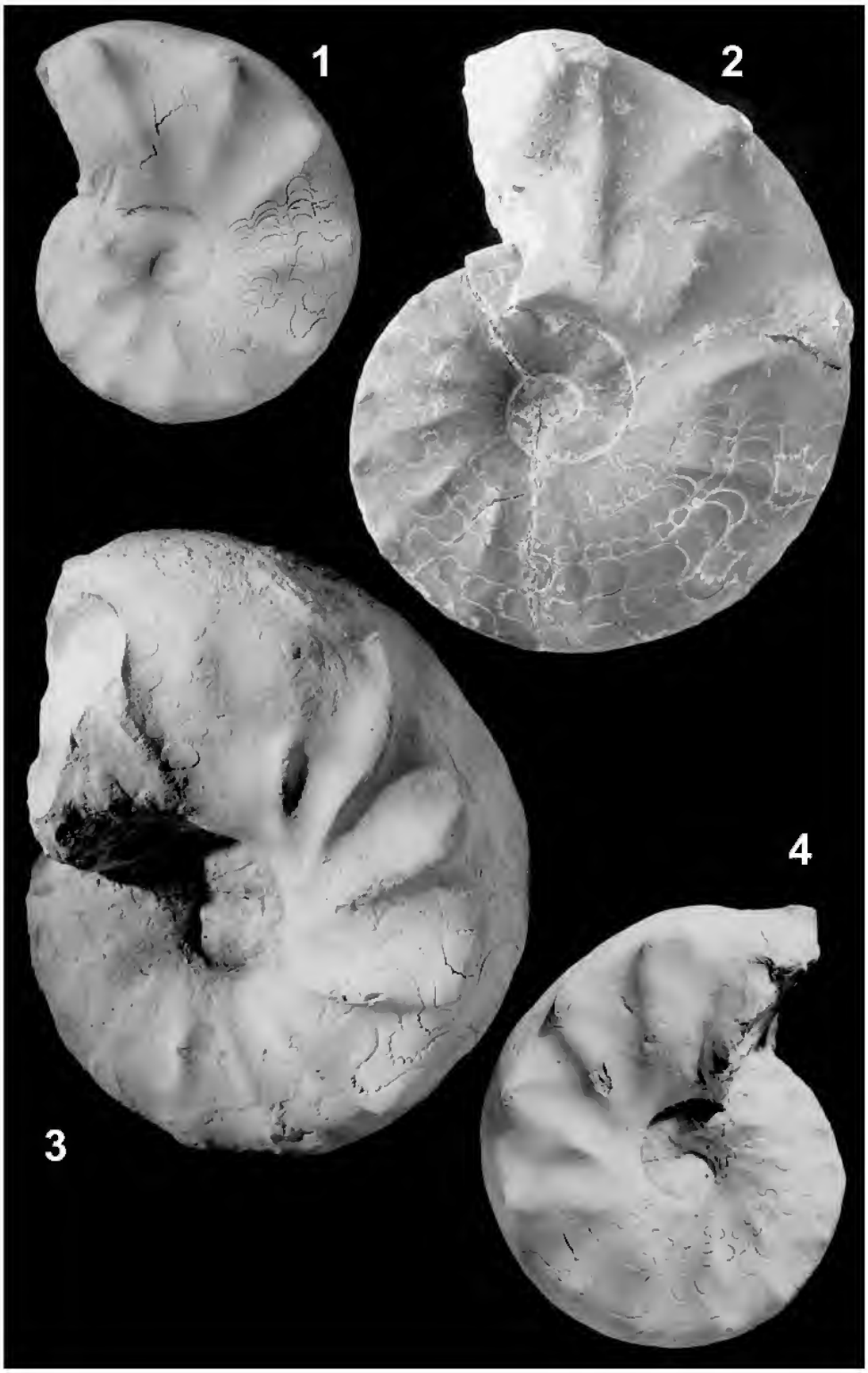
Fig. 3. *Ceratites penndorfi* ROTHE, Makrokonch, Allotypus (Beleg zu ROTHE 1955: 310); Oberer Muschelkalk: *postspinosus*-Zone, Ober-Anisium; Steinbruch III bei Großvargula/Unstrut-Hainich-Kreis, Thüringen; SMNK Pal.6403. – × 0,5.


1
2
3

Tafel 7

Fig. 1–2. *Ceratites obesus* WENGER; Oberer Muschelkalk: Tonhorizont β1, *spinosus*-Zone, Ober-Anisium; Heckfeld/Main-Tauber-Kreis. – × 0,67. **1**: Mikrokonch; SMNS 25255/53. **2**: Makrokonch; SMNS 25255/65.

Fig. 3–4. *Ceratites obesus* WENGER; Oberer Muschelkalk: Tonhorizont β1, *spinosus*-Zone, Ober-Anisium; Neudenau/Kreis Heilbronn; leg. R. MUNDLOS. – × 0,67. **3**: Makrokonch mit Anwachsstreifen; SMNS 24487/31. **4**: Mikrokonch; SMNS 24487/32.


1
2
3
4

Tafel 8

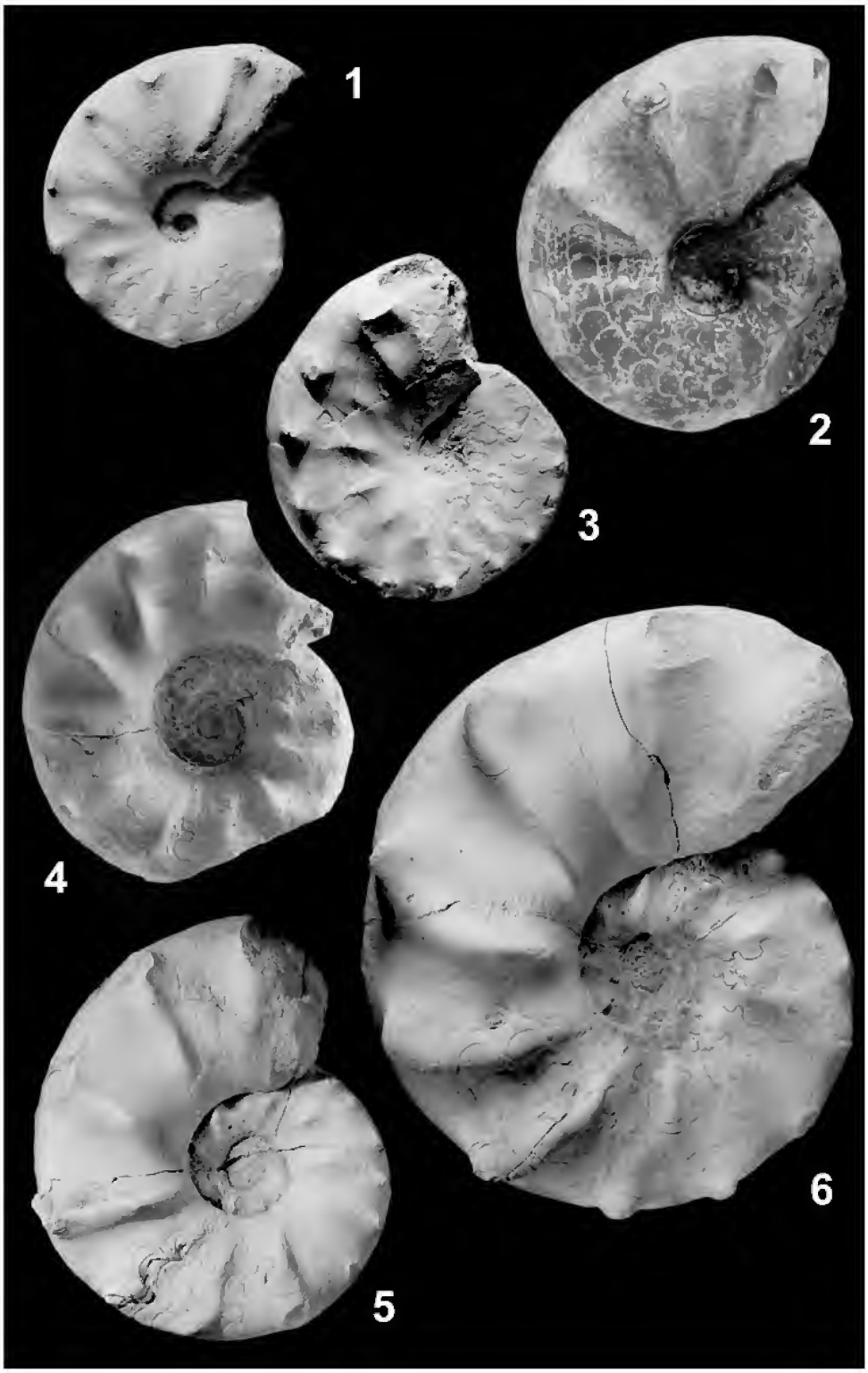
Fig. 1. *Ceratites obesus* WENGER, juvenil; Oberer Muschelkalk: Tonhorizont β1, *spinosus*-Zone; Heckfeld/Main-Tauber-Kreis; SMNS 25255/73. – × 0,67.

Fig. 2. *Ceratites obesus* WENGER, Allotypus (Phragmokon ergänzt); Oberer Muschelkalk: Tonhorizont β1, *spinosus*-Zone; Gundelsheim/Nordwürttemberg; IGPT 1067/68. – × 0,67.

Fig. 3. *Ceratites obesus* WENGER, juvenil (Holotypus von *Ceratites armatus* PHILIPPI, 1901, Taf. 36, Fig. 3); Oberer Muschelkalk: „Untere Nodosus-Schichten"; Tiefe Kamp bei Salzgitter/Niedersachsen; BGR X5948. – × 0,67.

Fig. 4. *Ceratites spinosus* PHILIPPI, Allotypus, Mikrokonch; Oberer Muschelkalk: *spinosus*-Zone; Thüringen, näherer Fundort unbekannt; MB C.8225. – × 0,67.

Fig. 5–6. *Ceratites spinosus* PHILIPPI; Oberer Muschelkalk: Tonhorizont β1, *spinosus*-Zone, Ober-Anisium; Heckfeld/Main-Tauber-Kreis. – × 0,67. **5**: Mikrokonch; SMNS 26836/52. **6**: Makrokonch; SMNS 26836/18.


1
2
3
4
5
6

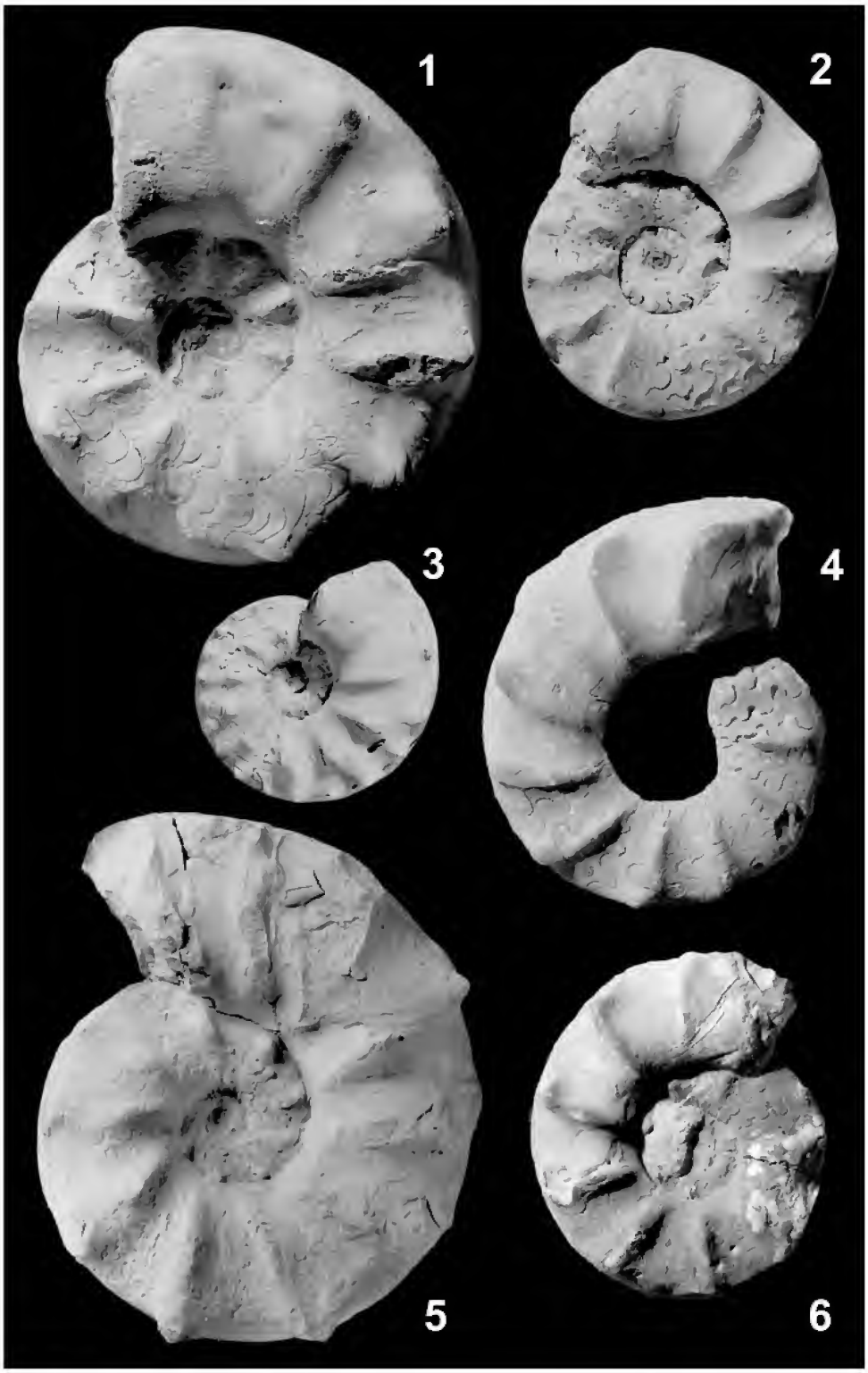
Tafel 9

Fig. 1–3. *Ceratites evolutus* PHILIPPI; Oberer Muschelkalk: Basis Tonhorizont α, *evolutus*-Zone, Ober-Anisium; Neudenau/Nordwürttemberg; leg. R. MUNDLOS. – × 0,67. **1**: Makrokonch; SMNS 24449/6. **2**: Mikrokonch; SMNS 24449/30. **3**: Juveniles Exemplar; SMNS 24449/40.

Fig. 4. *Ceratites evolutus* PHILIPPI, Mikrokonch, Ausschnitt aus dem Ceratitenpflaster; Oberer Muschelkalk: 1,0 m unter Tonhorizont α, *evolutus*-Zone, Ober-Anisium; Bruchsal/Nordbaden; GZG 1278/1. – × 0,67.

Fig. 5. *Ceratites evolutus* PHILIPPI, Makrokonch; Oberer Muschelkalk: Oberfläche Spiriferinabank, *evolutus*-Zone, Ober-Anisium; Stbr. SCHÄFER, Sindelfingen-Darmsheim; SMNS 25254/5. – × 0,67.

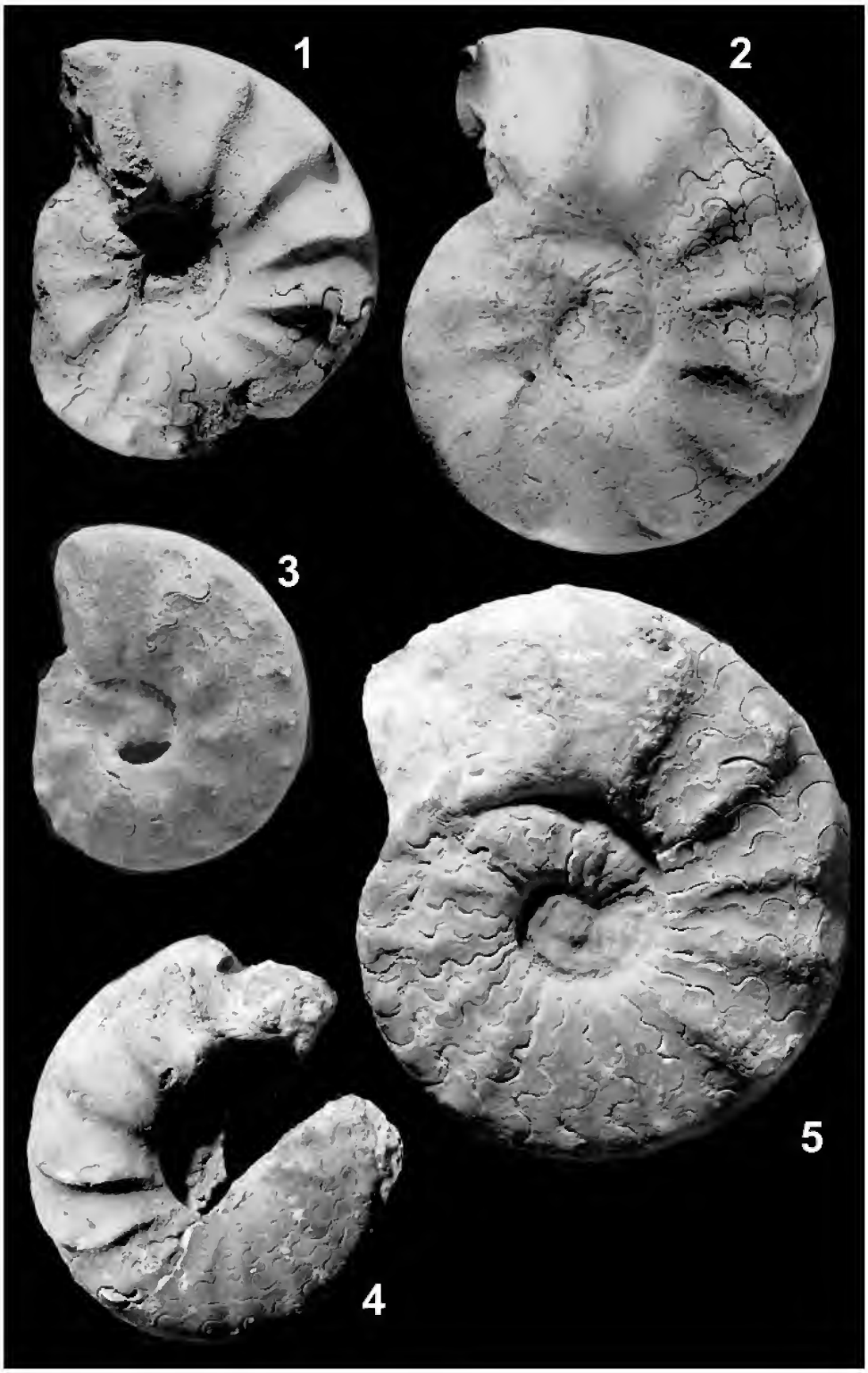
Fig. 6. *Ceratites evolutus* PHILIPPI, Makrokonch, Ausschnitt aus dem Ceratitenpflaster; Oberer Muschelkalk: 1,0 m unter Tonhorizont α, *evolutus*-Zone, Ober-Anisium; Bruchsal/Nordbaden; GZG 1278/2. – × 0,67.


1
2
3
4
5
6

Tafel 10

Fig. 1–3. *Ceratites praecursor* RIEDEL; Oberer Muschelkalk: Basis Tonhorizont α, *evolutus*-Zone, Ober-Anisium; Neudenau/Nordwürttemberg; leg. R. MUNDLOS. – × 1,0. **1**: Mikrokonch; SMNS 25256/20. **2**: Makrokonch mit Wohnkammerstumpf; SMNS 25256/23. **3**: Juveniles Exemplar; SMNS 25256/26.

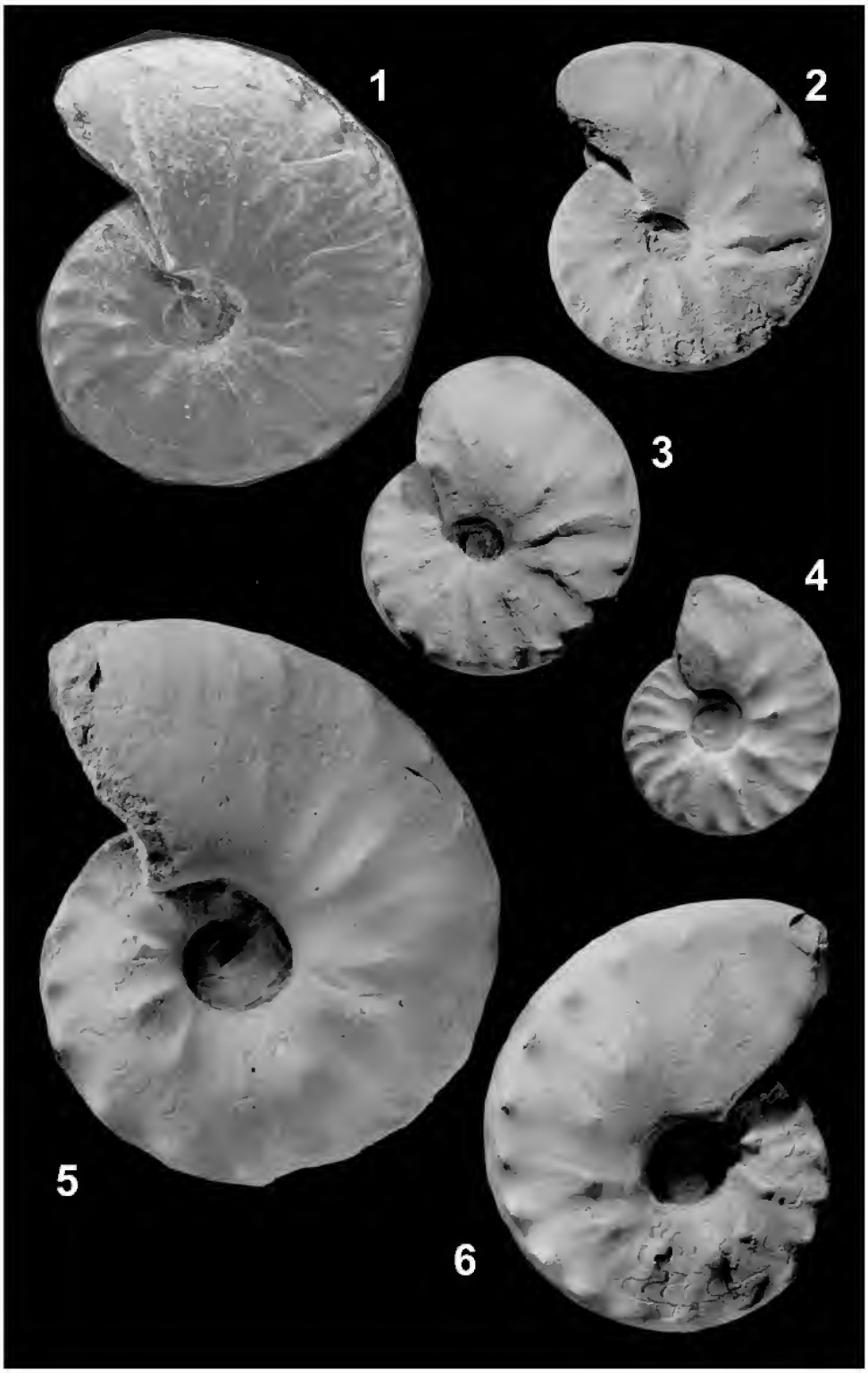
Fig. 4–5. *Ceratites praecursor* RIEDEL; Oberer Muschelkalk: 1,0 m unter Tonhorizont α, *evolutus*-Zone, Ober-Anisium; Bruchsal/Nordbaden. – × 1,0. **4**: Mikrokonch; GZG 1278/3. **5**: Makrokonch; GZG 1278/4.


1
2
3
4
5

Tafel 11

Fig. 1–3. *Ceratites atavus* PHILIPPI; Oberer Muschelkalk: Haßmersheimer Mergelschiefer 3, untere *atavus*-Zone, Ober-Anisium; Remseck-Neckarrems bei Stuttgart. – × 1,0. **1**: Makrokonch (Orig. URLICHS & MUNDLOS 1980, Taf. 1, Fig. 2); SMNS 24504. **2**: Mikrokonch; SMNS 24526. **3**: Juveniler Makrokonch; SMNS 24538, leg. M. WARTH.

Fig. 4–6. *Ceratites flexuosus* PHILIPPI; Oberer Muschelkalk: Haßmersheimer Mergelschiefer 3, untere *atavus*-Zone, Ober-Anisium; Remseck-Neckarrems bei Stuttgart. – × 1,0. **4**: Juveniles Exemplar (Orig. URLICHS & MUNDLOS 1980, Taf. 4, Fig. 4); SMNS 24703, leg. M. WARTH. **5**: Makrokonch (Orig. URLICHS & MUNDLOS 1980, Taf. 4, Fig. 1); SMNS 24661, leg. M. WARTH. **6**: Mikrokonch; SMNS 24576, leg. M. WARTH.


1
2
3
4
5
6

ISSN 0341-0153

Autoren-Richtlinien: http://www.naturkundemuseum-bw.de/stuttgart/schriften
Schriftleitung: Dr. Ronald Böttcher, Rosenstein 1, 70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck, 72072 Tübingen

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 364	8 S., 4 Abb.	Stuttgart, 29. 12. 2006

Palaeoichthyological observations in the Lower Freshwater Molasse (Upper Oligocene to Lower Miocene) of the surroundings of Ulm (Württemberg, Germany), with remarks on the forerunners of the genus *Tinca* Cuvier (Teleostean fishes, Cyprinidae).

Jean Gaudant

Abstract

The study of the pharyngeal teeth collected in two fossiliferous localities in the nearby vicinity of Ulm, Eggingen-Mittelhart (Uppermost Oligocene) and Ulm-Westtangente (Agenian) has shown that by the Uppermost Oligocene, the degree of molarisation of the pharyngeal teeth of *Tarsichthys* sp. was more advanced than previously supposed. This observation leads one to compare the morphology of these teeth with that of Uppermost Oligocene and Lower to Middle Miocene pharyngeal teeth hitherto referred to the genera *Tarsichthys* Troschel, *Palaeotinca* Obrhelová and *Tinca* Cuvier.
Keywords: Cyprinidae, Lower Freshwater Molasse, Uppermost Oligocene (MP 30), Lower Miocene (MN 2a), Ulm, pharyngeal teeth.

Zusammenfassung

Die Untersuchung von Cypriniden-Schlundzähnen zweier Fundstellen in der Umgebung von Ulm, Eggingen-Mittelhart (oberstes Oligozän) und Ulm-Westtangente (Agenium), hat gezeigt, dass die Molarisierung der Schlundzähne von *Tarsichthys* sp. bereits im obersten Oligozän einen höheren Grad erlangt hatte als bisher vermutet. Auf Grund dieser Beobachtung wurde die Morphologie dieser Zähne mit derjenigen von Zähnen weiterer oberoligozäner bis mittelmiozäner Fundstellen verglichen. Diese Zähne wurden bisher den Gattungen *Tarsichthys* Troschel, *Palaeotinca* Obrhelová und *Tinca* Cuvier zugeordnet.

Résumé

L'étude des dents pharyngiennes provenant de deux gisements fossilifères des environs d'Ulm, Eggingen-Mittelhart (Oligocène terminal) et Ulm-Westtangente (Agénien) a montré que dès l'Oligocène terminal, la molarisation des dents pharyngiennes de *Tarsichthys* sp. atteignait un degré supérieur à ce qu'on pensait précédemment. Cette observation conduit à comparer la morphologie de ces dents à celle des dents pharyngiennes de l'Oligocène terminal et du Miocène inférieur rapportées jusqu'à présent aux genres *Tarsichthys* Troschel, *Palaeotinca* Obrhelová et *Tinca* Cuvier.

1. Introduction

Among the rich vertebrate fauna collected during excavations made from 1985 to 1987 by the staff of the Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart (SMNS) in the sand quarry of Eggingen-Mittelhart, at 1.9 km from Eggingen (WERNER 1994), pharyngeal teeth of Cyprinid fishes were found (Fig. 1). They were preserved in a blackish to dark brownish marl called "Schokolademergel" by WERNER. This marl belongs to the basal layers of the Lower Freshwater Molasse ("Untere Süßwasser-Molasse"). According to WERNER (1994), who studied the rodents and lagomorphs from this locality, the "Schokolademergel" belongs to the Oligo-Miocene transition and, more precisely, to the upper part of the MP 30 mammal-zone.

Excavations were also made in 1987 by the staff of the Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart (SMNS) at about 4 km NW of Ulm centre, during the construction of a new road called "Ulm-Westtangente". According to HEIZMANN et al. (1989), the fossiliferous locality is situated on the western slope of the Eselsberg hill

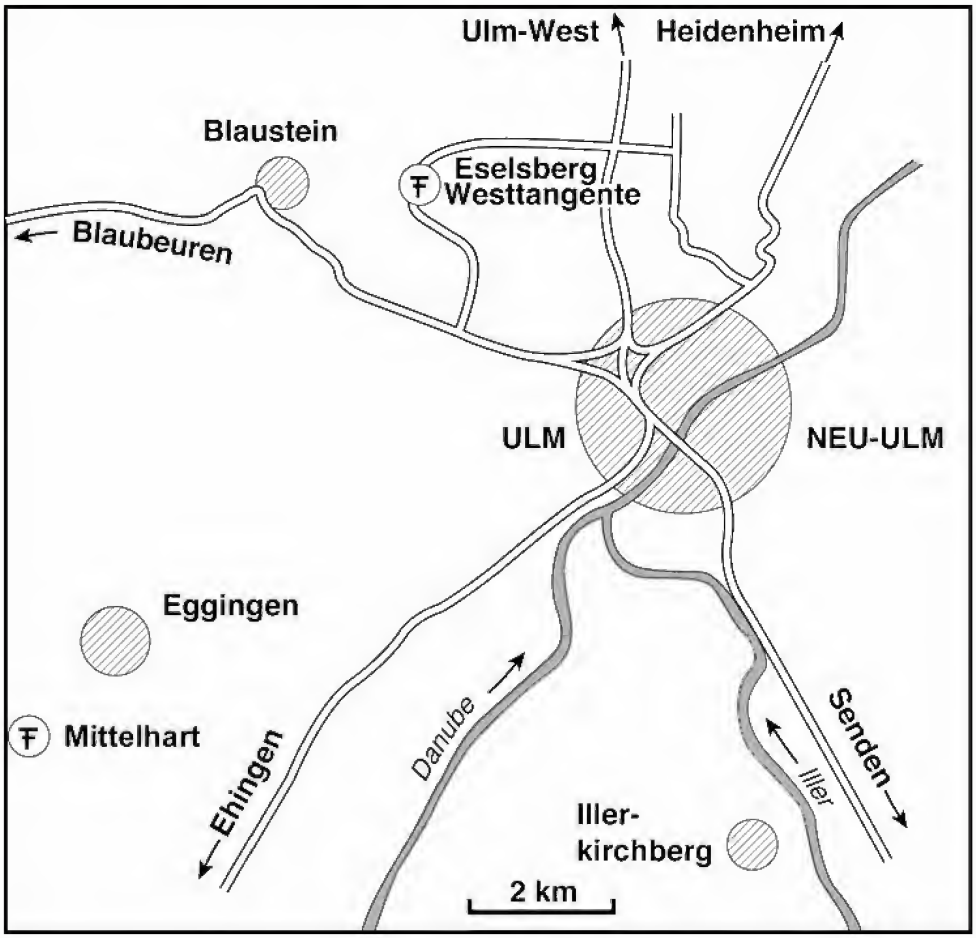


Fig. 1. Map showing the location of the two fossiliferous localities (Eggingen-Mittelhart and Ulm-Westtangente) of the Lower Freshwater Molasse studied in the present paper.

(Fig. 1). The fossiliferous level is a 35 cm thick calcareous marl which belongs to the Lower Freshwater Molasse ("Untere Süßwasser-Molasse"). It has yielded a rich diversified vertebrate fauna including more than 45 mammal species, bird, reptile and amphibian remains, together with pharyngeal teeth of Cyprinid fishes. The composition of the mammal fauna demonstrates that this locality can be assigned to the MN 2a mammal-zone, i.e. to the Middle Agenian.

Acknowledgements

The author acknowledges Dr. R. BÖTTCHER (Stuttgart) who has kindly given him much useful information and literature concerning the localities of Eggingen-Mittelhart and Ulm-Westtangente. He is also grateful to the two reviewers, Drs. N. MICKLICH (Darmstadt) and D. NOLF (Brussels) who helped improving the first draft of the manuscript and to Dr. C. DUFFIN (Sutton) who revised the English.

The photographs and the drawings were prepared in Paris by Mrs. C. CHANCOGNE, Mr. D. SERRETTE and Mr. J. DYON.

2. Isolated pharyngeal teeth from the uppermost Oligocene (MP 30) of Eggingen-Mittelhart

Three specimens of pharyngeal teeth from Eggingen-Mittelhart are figured. The first one (SMNS 89579/1, Fig. 2A) comes from a left pharyngeal bone. Its distal end is hook-shaped. Under the hook, an elongated sulcus is present: the masticatory area ("Kaufläche" of RUTTE 1962). It makes a 33° angle with the longitudinal axis of the crown. The second tooth (SMNS 89579/2, Fig. 2B) comes from a right pharyngeal bone. It is both larger and stronger and has a more reduced hook. Although its morphology differs somewhat from that of the first specimen, its masticatory area describes the same angle with the longitudinal axis of the crown. The third tooth (SMNS 89579/3, Fig. 2C) is also from a right pharyngeal bone. It has a rather compressed crown which ends in a well developed hook. Its masticatory area has an angle of 58° with the longitudinal axis of the crown.

Discussion: Two of the three pharyngeal teeth described above are similar to those from the Oligocene of Switzerland that we have recently described as *Tarsichthys* sp. (GAUDANT et al. 2002, pl. 1). However, the third specimen exhibits a more widened

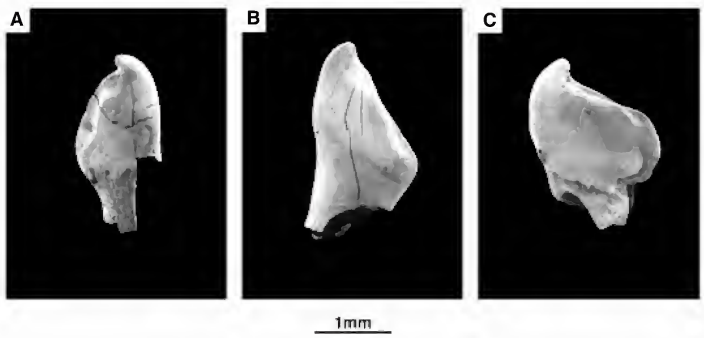


Fig. 2. *Tarsichthys* sp., pharyngeal teeth; Uppermost Oligocene, Eggingen-Mittelhart. **A**: Left tooth; SMNS 89579/1. **B**: Right tooth; SMNS 89579/2. **C**: Right tooth; SMNS 89579/3.

shape and a somewhat larger angle between the masticatory area and the longitudinal axis of the crown. These features fit rather well with the teeth from the Lower Miocene (Ottnangian?) of Dukla mine, Sokolov, Czech Republic, described by OBRHELOVÁ (1969, 1970) as *Palaeotinca egeriana* OBRHELOVÁ.

3. Pharyngeal bone and teeth from the Lower Miocene (Agenian, MN 2a) of Ulm-Westtangente

The material collected at the foot of the Eselsberg hill during the construction of the Westtangente includes a pharyngeal bone and isolated pharyngeal teeth of Cyprinids. According to the identified mammal species, this locality can be assigned to the MN 2a mammal-zone (HEIZMANN et al. 1989).

SMNS 56443 is a left pharyngeal bone (Fig. 3A, B). It exhibits a regularly rounded postero-ventral outline and an almost straight vertical branch, the length of which is about 3/4 that of the horizontal branch. It bears five pharyngeal teeth ending distally in a hook: three rather large anteriorly and two smaller posteriorly. This situation is similar to that already found in a pharyngeal bone of *Tarsichthys macrurus* (AGASSIZ) from the Uppermost Oligocene of Rott, near Bonn, Germany (GAUDANT 2002). As in the Upper Oligocene specimen, the three large teeth are interpreted as the anterior teeth of the main row (tooth positions 5, 4 and 3), whereas the small teeth are considered as belonging to a lateral row (tooth positions 1a and 2a). The robust anterior tooth (tooth position 5) is shorter than the second one (tooth position 4) which is also robust whereas the third one (noted 3) is more slender. The two smaller ones (tooth positions 1a and 2a) are also slender.

The isolated pharyngeal teeth collected at the same place all have a hook-shaped distal end. The first one (SMNS 85977/1, Fig. 4A) has a rather compressed crown. Beneath the hook a curved masticatory area describes a 35° angle with the longitudinal axis of the crown.

The second pharyngeal tooth (SMNS 85976/1, Fig. 4B) possesses a reduced eroded hook. Unlike the first tooth, its rather straight masticatory area forms a 50° angle with the crown axis.

The third pharyngeal tooth (SMNS 85977/2, Fig. 4C) ends distally in a small hook. Its curved masticatory area lies at 50° to the crown axis.

It should be noted that, although some differences exist, especially in the more arched shape of the masticatory area, these pharyngeal teeth agree rather well with those of the coeval *Tarsichthys* from La Chaux (Switzerland) although none of the teeth from this locality has a masticatory area angled to the longitudinal axis of the crown at more than 45° (GAUDANT et al. 2002).

4. Comparison with other pharyngeal teeth from the Uppermost Oligocene and Lower to Middle Miocene

The study of the pharyngeal teeth of Cyprinids found in the Uppermost Oligocene of Eggingen-Mittelhart, near Ulm, has shown that their variability is larger than previously supposed for Upper Oligocene representatives of the genus *Tarsichthys* TROSCHEL, especially when the pharyngeal teeth from the Lower Freshwa-

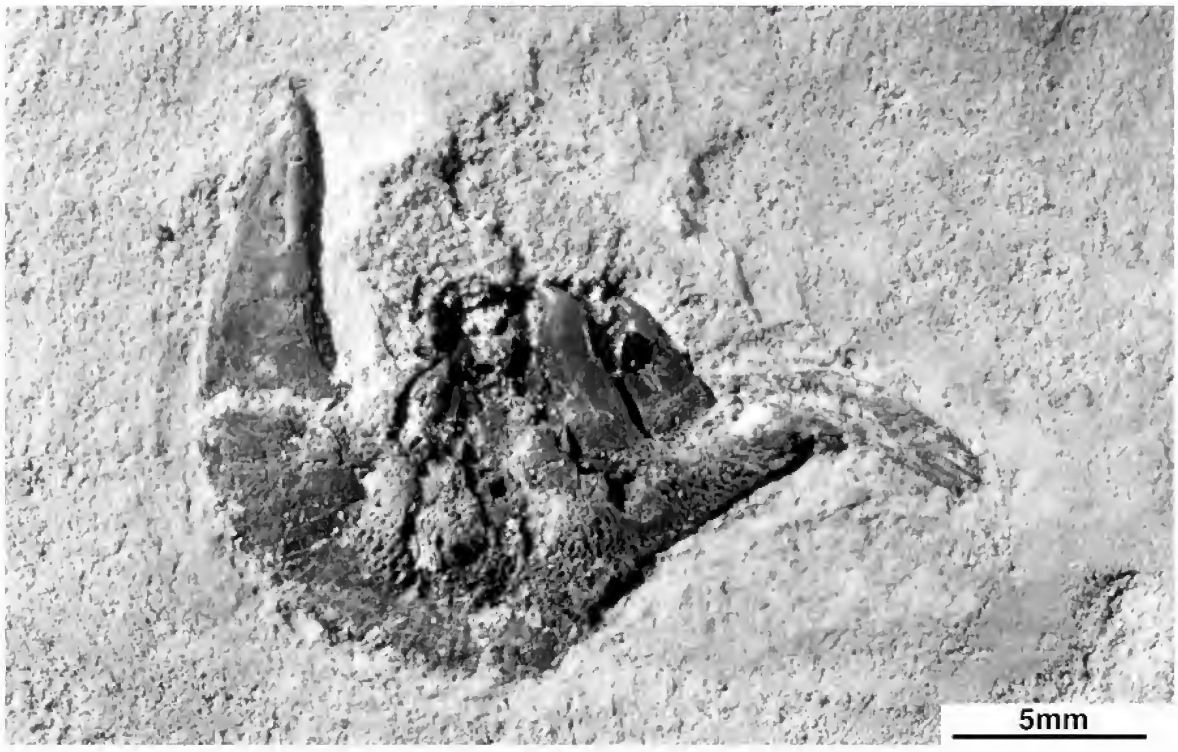


Fig. 3. *Tarsichthys* sp., left pharyngeal bone; Lower Miocene (Agenian, MN 2a), Ulm-West-tangente. **A**: View of specimen SMNS 56443. **B**: Interpretative drawing of the same specimen.

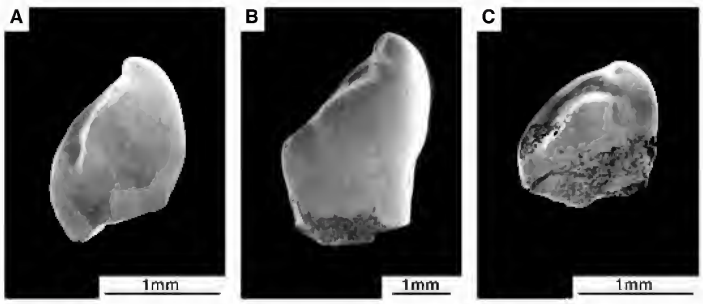


Fig. 4. *Tarsichthys* sp., pharyngeal teeth; Lower Miocene (Agenian, MN 2a), Ulm-Westtangente. **A**: Left tooth; SMNS 85977/1. **B**: Left tooth; SMNS 85976/1. **C**: Left tooth; SMNS 85977/2.

ter Molasse of Switzerland, Upper Oligocene and Lower Miocene in age (GAUDANT et al. 2002), are taken into account. For this reason it appeared useful to compare these teeth with those found in several Upper Oligocene and Lower to Middle Miocene fossiliferous localities from Germany.

Rott. – The pharyngeal teeth collected when washing and screening the Uppermost Oligocene sediments of the research borehole Rott II generally exhibit a rather slender shape and a well developed hook (GAUDANT 2002, pl. 13). Their masticatory area generally forms an angle with the longitudinal axis of the crown ranging from 20 to 40°, although it sometimes may reach up to 48°. According to MÖRS (1996), this fossiliferous level belongs to the upper part of the MP 30 mammal-zone. Consequently, it is coeval with Eggingen-Mittelhart.

Mainz-Weisenau. – According to TOBIEN (1988), the rodents and lagomorphs from the Lower Hydrobia beds ("Untere Hydrobien-Schichten") of the Heidelberger Zementwerke quarry at Mainz-Weisenau indicate that the fossiliferous level belongs to the MN 2a mammal-zone (Middle Agenian = Middle Aquitanian). The teeth of *Tarsichthys* TROSCHEL found in this locality exhibit an angle between the masticatory area and the longitudinal axis of the crown which generally ranges from 36 to 55°, although it may reach 60° in exceptional circumstances.

It should be added that the two pharyngeal teeth from the "Cerithien-Schichten" of the Galgenberg, near Alzey, figured by WEILER (1963, figs. 71–72) exhibit a similar morphology as their masticatory area makes a 45 to 55° angle with the longitudinal axis of the crown.

Ravolzhausen. – The Upper Hydrobia beds ("Obere Hydrobien-Schichten") are Upper Burdigalian in age according to REICHENBACHER (2000) who takes into account both the study of the nannoplankton by MARTINI (1987) and a reevaluation of the biostratigraphical results obtained by TOBIEN (1987) based upon mammal remains. A revision of the pharyngeal teeth described by WEILER (1960) as *Tinca francofurtana* KINKELIN, from the brick clay of Ravolzhausen, near Hanau, has shown that they have a masticatory area angled at 44 to 60° to the longitudinal axis of the crown.

Reexamination of the pharyngeal tooth from Frankfurt-Niederrad which forms the holotype of the species *Tinca francofurtana*, shows that this molariform specimen (KINKELIN 1884, pl. 3, fig. 13) exhibits a rounded hook and a masticatory area

describing an angle of 68° with the longitudinal axis of the crown. This unique tooth can be usefully compared to those of the Lower Miocene (Ottnangian?) species *Palaeotinca egeriana* OBRHELOVÁ (OBRHELOVÁ 1969, 1970). The pharyngeal teeth of this species collected in the Dukla mine, near Sokolov (Czech Republic), are characterized by their rather molariform shape and a masticatory area which forms generally a 55 to 65° angle – although it can sometimes exceed 70° – with the longitudinal axis of the crown (GAUDANT et al. 2002, fig. 5).

Steinheim am Albuch. – The Middle Miocene locality of Steinheim am Albuch which belongs to the MN 7 mammal-zone has yielded a rich collection of isolated pharyngeal teeth belonging to *Tinca micropygoptera* AGASSIZ (GAUDANT 1989). In this species, the molarisation of the pharyngeal teeth is already complete, as shown by the fact that the masticatory area and the longitudinal axis of the crown make an angle ranging from 75 to 90°.

5. Conclusion

To conclude, the evolution of the forerunners of the recent genus *Tinca* CUVIER was characterized by the progressive molarisation of their pharyngeal teeth. It is rather difficult to precise about this process when studying isolated pharyngeal teeth. This is because the characters of these teeth differ significantly according to their position on the pharyngeal bones. Contrary to the condition in mammal teeth, there is no decisive criterion with which to determine with certainty the position of any isolated pharyngeal tooth on the pharyngeal bone which was bearing it.

In Upper Oligocene and Aquitanian (= Agenian) localities, the genus *Tarsichthys* TROSCHEL is represented by rather molariform teeth together with less numerous more slender teeth. These later specimens having a small masticatory area/longitudinal axis inter-angle (less than 30°) were probably the posterior ones, noted as tooth position 1 (RUTTE 1962). Molariform teeth probably occupied a median position on the pharyngeal bone (tooth position 2, 3 and eventually 4). Only the anterior teeth (tooth position 4 or 5 according to the total number of teeth in the row) differ in their morphology as they have frequently a more or less globular shape.

Pharyngeal teeth of Burdigalian (= Ottnangian?) age exhibit a somewhat different morphology characterized by an increased molarisation, as shown by *Palaeotinca egeriana* OBRHELOVÁ (OBRHELOVÁ 1970). In this species, the pharyngeal teeth are intermediate in shape between those of *Tarsichthys* and *Tinca*.

Finally, the molarisation of the whole series of teeth (except for the anterior one) characterizes the genus *Tinca* which appeared during the Middle Miocene.

6. References

GAUDANT, J. (1989): Nouvelles observations sur l'ichthyofaune miocène de Steinheim am Albuch (Wurtemberg, Allemagne). – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B, **151**: 33 pp.

GAUDANT, J. (2002): Nouvelles recherches sur l'ichthyofaune des lignites feuilletés oligocènes de Rott, Stößchen am Mindenberg et Orsberg (Siebengebirge, Allemagne). – Palaeontographica, Abteilung A, **265**: 121–177.

GAUDANT, J., WEIDMANN, M., BERGER, J.-P., BOLLIGER, T., KÄLIN, D. & REICHENBACHER, B.

(2002): Recherches sur les dents pharyngiennes de poissons Cyprinidae de la Molasse d'eau douce oligo-miocène de Suisse (USM, OSM) et de Haute-Savoie (France). – Revue de Paléobiologie, **21** (1): 371–389.

HEIZMANN, E. P. J., BLOOS, G., BÖTTCHER, R., WERNER, J. & ZIEGLER, R. (1989): Ulm-Westtangente und Ulm-Uniklinik: Zwei neue Wirbeltier-Faunen aus der Unteren Süßwasser-Molasse (Untermiozän) von Ulm (Baden-Württemberg). – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B, **153**: 14 pp.

KINKELIN, F. (1884): Die Schleusenkammer von Frankfurt-Niederrad und ihre Fauna. – Bericht über die Senckenbergische naturforschende Gesellschaft in Frankfurt am Main, **1884**: 219–257.

MARTINI, E. (1987): Nannoplankton aus den Oberen Hydrobien-Schichten des Hanauer Beckens (Miozän). – Geologisches Jahrbuch Hessen, **115**: 217–226.

MÖRS, T. (1996): Die Säugetiere der oberoligozänen Fossillagerstätte Rott bei Bonn (Rheinland). – Decheniana, **149**: 205–232.

OBRHELOVÁ, N. (1969): Die Karpfenfische im tschechoslowakischen Süßwassertertiär. – Časopis pro Mineralogii a Geologii, **14**: 39–52.

OBRHELOVÁ, N. (1970): Die Osteologie der Vorläufer von *Tinca tinca* (Pisces) aus dem Süßwassertertiär der ČSSR. – Abhandlungen des staatlichen Museums für Mineralogie und Geologie zu Dresden, **16**: 99–209.

REICHENBACHER, B. (2000): Das brackisch-lakustrine Oligozän und Unter-Miozän im Mainzer Becken und Hanauer Becken: Fischfaunen, Paläoökologie, Biostratigraphie, Paläogeographie. – Courier Forschungsinstitut Senckenberg, **222**: 1–143.

RUTTE, E. (1962): Schlundzähne von Süßwasserfischen. – Palaeontographica, Abteilung A, **120**: 165–212.

TOBIEN, H. (1987) (mit Beiträgen von FAHLBUSCH, V. & MAYR, H.): Bemerkungen zur Altersstellung der alt-miozänen Säugerfauna von Frankfurt/Nordbassin und der präbasaltischen Sedimentfolgen im Untergrund von Frankfurt am Main. – Geologisches Jahrbuch Hessen, **115**: 205–216.

TOBIEN, H. (1988): Einige Daten zur Systematik und Biostratigraphie der Rodentier und Lagomorphen (Mammalia) aus dem Kalktertiär des Mainzer Beckens (Oberoligozän – Untermiozän). – Geologisches Jahrbuch, Reihe A, **110**: 345–358.

WEILER, W. (1960): Die Fischreste aus den Ziegeleitonen von Ravolzhausen bei Hanau (Hessen). – Notizblatt des hessischen Landesamtes für Bodenforschung zu Wiesbaden, **88**: 20–28.

WEILER, W. (1963): Die Fischfauna des Tertiärs im oberrheinischen Graben, des Mainzer Beckens, des unteren Maintals und der Wetterau, unter besonderer Berücksichtigung des Untermiozäns. – Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft, **504**: 1–89.

WERNER, J. (1994): Beiträge zur Biostratigraphie der Unteren Süßwasser-Molasse Süddeutschlands – Rodentia und Lagomorpha (Mammalia) aus den Fundstellen der Ulmer Gegend. – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B, **200**: 163 pp.

Address of the author:

Dr. JEAN GAUDANT, 17 rue du Docteur Magnan, 75013 Paris, France (UMR 5143 du C.N.R.S.).
E-mail: jean.gaudant@orange.fr

Manuscript received: 1.8.2006, accepted: 17.11.2006.

ISSN 0341-0153

Autoren-Richtlinien: http://www.naturkundemuseum-bw.de/stuttgart/schriften
Schriftleitung: Dr. Ronald Böttcher, Rosenstein 1, 70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck, 72072 Tübingen